

SÉRIE A, N° 1043

N° D'ORDRE :
1881

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

J. MILLOT

Préparateur à la Faculté de Médecine

1^{re} THÈSE. — CONTRIBUTION A L'HISTOPHYSIOLOGIE DES ARANÉIDES

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Soutenues le 6 Janvier 1926 devant la Commission d'examen

Président : MM. ET. RABAUD.

Examineurs { A. DEREIMS
 { A. GUILLIERMOND

PARIS

Édition du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique
105, Boulevard Raspail

1926



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41553021_0028

SÉRIE A, N° 1043

N° D'ORDRE :

1881

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

J. MILLOT

Préparateur à la Faculté de Médecine

1^{re} THÈSE. — CONTRIBUTION A L'HISTOPHYSIOLOGIE DES ARANÉIDES

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Soutenues le Janvier 1926 devant la Commission d'examen

Président : MM. ET. RABAUD.

Examineurs { A. DEREIMS
 { A. GUILLIERMOND

PARIS

Édition du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique
105, Boulevard Raspail

1926

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen MOLLIARD, *Professeur*. Physiologie végétale.

Doyen honoraire . . . P. APPELL.

Professeurs }
P. PUISEUX.
V. BOUSSINESQ.
A. JOANNIS.
honoraires... } H. LE CHATELIER.
H. LEBESQUE.
A. FERNBACH.



Emile PICARD Analyse supérieure et algèbre supérieure.
G. KENIGS Mécanique physique et expérimentale.
E. GOURSAT Calcul différentiel et calcul intégral.
P. JANET Electrotechnique générale.
F. WALLERANT Minéralogie.
H. ANDOYER Astronomie.
P. PAINLEVÉ Mécanique analytique et mécanique céleste
E. HAUG Géologie.
Gabriel BERTRAND Chimie biologique.
M^{me} P. CURIE Physique générale et radioactivité.
M. CAULLERY Zoologie (Evolution des êtres organisés).
C. CHABRIÉ Chimie appliquée
G. URBAIN Chimie minérale.
Emile BOREL Calcul des probabilités et Physique math.
L. MARCHIS Aviation.
Jean PERRIN Chimie physique.
H. ABRAHAM Physique.
E. CARTAN Géométrie supérieure.
L. LAPICQUE Physiologie générale.
E. VESSIOT Théorie des groupes et calcul des variations
A. COTTON Physique générale.
J. DRACH Application de l'analyse à la géométrie.
Charles FABRY Physique.
Charles PÉREZ Zoologie.
A. LEDUC Physique théorique et physique céleste.
Léon BERTRAND Géologie appliquée et géologie régionale.
R. LESPIEAU Théories chimiques.
E. RABAUD Biologie expérimentale.
P. PORTIER Physiologie comparée.
É. BLAISE Chimie organique.
P.-A. DANGEARD Botanique.
C. MAURAIN Physique du globe.
P. MONTEL Mécanique rationnelle.
P. WINTREBERT Anatomie et histologie comparées.
O. DUBOSCQ Biologie maritime.
M. TIFFENEAU Chimie (Enseignement P. C. N.)
G. JULIA Mathématiques générales.
N. Géographie physique.
N. Chimie générale.

E. HÉROUARD Zoologie
Rémy PERRIER Zoologie (Enseignement P. C. N.)
G. SAGNAC Physique théorique et physique céleste.
E. PÉCHARD Chimie (Enseignement P. C. N.)
V. AUGER Chimie analytique.
M. GUICHARD Chimie minérale.
A. GUILLET Physique.
C. MAUGUIN Minéralogie.
L. BLARINGHEM Botanique.
A. MICHEL-LÉVY Pétrographie.
A. DEREIMS Géologie.
R. DONGIER Physique du globe-

Secrétaire Daniel TOMBECK.

INTRODUCTION

Le présent travail, consacré à l'histo-physiologie des Aranéides, ne dérive d'aucune conception théorique et n'a servi à vérifier aucune idée préconçue. Il n'aspire pas non plus à être une monographie histologique complète d'un groupe jusqu'ici peu étudié, car si la raison qui a déterminé le choix d'un tel sujet est la pauvreté des documents dignes de foi existant sur la structure intime et les fonctions des Araignées, l'intérêt que peut présenter cette étude n'est pas tant, à mon sens, d'approfondir nos connaissances sur un groupe particulier d'Arthropodes que d'apporter une contribution à la cytologie et à l'histo-physiologie générales.

J'avais entrepris, il y a quelques années, sur le pigment purique des Invertébrés, une étude d'ensemble à laquelle m'avaient conduit tout naturellement des recherches précédentes faites chez les Vertébrés inférieurs sur le même sujet. Je fus vite arrêté dans ma tentative par l'insuffisance des données existant sur l'histologie et la physiologie élémentaires des premiers groupes que j'abordai. Chez l'un de ceux-ci, les Aranéides, j'avais bien retrouvé les belles cellules à guanine du « foie » déjà signalées par quelques auteurs, mais je dus renoncer à poursuivre leur étude devant la pénurie de renseignements capables de m'éclairer sur la nature et la signification des autres tissus que je voyais. En même temps, j'hésitais à abandonner un matériel qui, quoique difficile, m'apportait de grandes satisfactions par l'intérêt cytologique et par l'originalité de certaines images. Pénétré de l'utilité qu'aurait un travail d'ensemble consacré

a l'histologie et à la physiologie des Araignées — encouragé d'autre part, après maints échecs du même ordre chez les Ascidies, les Ixodes, certaines larves de Lépidoptères (*Gal-léria*), à croire qu'une étude générale telle que celle de « la guanine pigmentaire chez les Invertébrés » était actuellement prématurée, je résolus de me consacrer à l'une de ces mises au point préalables, sans lesquelles aucune synthèse ne saurait être tentée.

Si j'ai choisi les Araignées, c'est, comme je viens de le dire et avant tout pour l'intérêt général que me paraissent présenter certains processus d'élaboration intranucléaires, certains phénomènes cycliques modifiant profondément les aspects d'une même cellule. J'ai été encouragé dans ce choix par des raisons accessoires, tirées de certaines particularités favorables du groupe des Aranéides. Celui-ci, en effet, constitue un ordre homogène et bien limité; il comprend des espèces nombreuses dont les genres de vie sont fort variés; enfin, il peut fournir en tout temps un matériel suffisamment abondant et facilement accessible.

Le plan que j'ai adopté pour ce travail s'écarte notablement de celui qui est habituellement suivi dans les recherches histo-physiologiques portant sur les Invertébrés. En général, leurs auteurs choisissent une fonction déterminée et en poursuivent l'étude à travers plusieurs groupes différents. J'ai préféré, au contraire, me limiter zoologiquement à l'ordre des Aranéides, mais y examiner aussi complètement que possible, séparément puis dans leurs rapports réciproques, les différentes fonctions essentielles. Je crois, en effet qu'en isolant artificiellement une fonction, telle que l'excrétion par exemple, et en ne portant pas attention à ses relations avec la digestion, surtout si celle-ci est par ailleurs mal connue, on risque de négliger des concordances suggestives et de fausser en la rétrécissant l'interprétation que l'on donne de la fonction considérée.

J'ai étudié successivement la digestion, l'excrétion, les fonctions complexes du tissu interstitiel, le sang, la formation de la soie dans les différents types de glandes séricigènes.

J'ai laissé de côté un certain nombre d'organes — les uns parce que les techniques particulières qu'ils réclament obligent à leur consacrer des recherches distinctes — les autres parce qu'ils ne m'ont paru présenter qu'un intérêt restreint et qu'ils étaient d'ailleurs fonctionnellement bien isolés. C'est ainsi que je n'ai parlé ni du système nerveux, pour la première raison, ni de l'appareil trachéal et des poumons, pour la seconde. L'appareil génital n'a pas été non plus envisagé en lui-même, car pour donner de son évolution une idée satisfaisante il aurait fallu considérer des stades précoces dont je ne possède actuellement que des séries incomplètes ; cependant, il a été partout tenu compte du retentissement que le développement des glandes mâles ou femelles pouvait avoir sur l'état général de l'animal.

Malgré l'attention que j'ai portée aux problèmes physiologiques à mesure qu'ils se posaient devant moi, la présente étude n'a cessé d'être poursuivie dans un esprit et grâce à une technique essentiellement histologiques. Peut-être est-ce là d'ailleurs la seule discipline applicable à un groupe dont les représentants se montrent, par suite de leur petite taille, de leur vulnérabilité et de leur structure anatomique, rebelles à toute application des techniques propres à la physiologie. En effet, la consistance extrêmement mollassse de la masse abdominale, l'enchevêtrement de certains organes, très aggravé par l'absence totale de tissu conjonctif interposé entre eux ou même de membranes solides qui les limitent et les maintiennent, la très faible résistance des individus à la moindre intervention opératoire, empêchent absolument d'agir de façon élective sur un organe déterminé, de pratiquer des résections, de faire des ligatures, etc... L'expérimentateur se trouve donc réduit à n'utiliser que les agents externes les plus généraux. Pour ma part, je me suis servi autant que je l'ai pu de l'influence exercée par les conditions alimentaires, par les changements de température, par la captivité, par la rétention des produits sexuels ou de la soie sur l'état physiologique des différents organes.

Un certain nombre de planches et de figures dans le texte ont été annexées à ce travail. J'ai tenu à ce que les images

les plus curieuses, les plus nouvelles, les plus difficiles à décrire dont il était question figurent dans les illustrations. J'ai trop souvent regretté, en examinant les travaux antérieurs, l'absence de reproductions qui auraient permis de critiquer ou de confirmer plus utilement les descriptions correspondantes, pour n'avoir pas porté tous mes soins à l'iconographie de mon mémoire. Si elle est cependant plus réduite que je ne l'aurais désiré, c'est faute d'avoir pu faire reproduire tous les dessins que je possède.

Il me reste un mot à dire de la façon dont j'ai conçu l'index bibliographique. En effet, je ne me suis pas contenté d'y ranger tous les travaux cités dans le texte, ni même tous ceux qui se rapportent de près ou de loin aux fonctions que j'ai étudiées. J'ai pensé faire œuvre plus utile en réunissant ici pour la première fois les titres de tous les mémoires ou notes existant à ma connaissance sur l'histologie, la physiologie et le développement des Aranéides. C'est à ce triple point de vue que j'ai essayé d'être complet, dans la pensée de venir en aide à tous ceux qu'intéressent les fonctions ou la structure des Araignées. Je ne suis malheureusement pas sûr de n'avoir pas fait d'omissions, surtout en ce qui concerne les mémoires étrangers parus durant ces dix dernières années; de certains je n'ai pu connaître que le titre: on sait, en effet, combien sont nombreux les périodiques qui ont cessé d'être reçus à Paris depuis la guerre.

J'adresse à mon Maître, M. le Professeur A. Prenant, le témoignage ému de ma filiale reconnaissance. C'est dans sa maison, où il a bien voulu me donner une place de confiance, en contact journalier avec lui, que j'ai conçu et exécuté le présent travail, dans les meilleures conditions matérielles et morales. Il a bien voulu aussi, lors de la difficile mise en route de cette étude, me laisser la liberté complète de ramener un trop beau sujet à la limite de mes forces; mais il n'a pas cessé de s'intéresser de très près à mes recherches et de me prodiguer les conseils de tous ordres par où se marquent à la fois sa haute autorité et son indulgente bienveillance. Je le prie d'accepter ce travail comme un hommage insuffisant de mon affectueuse et respectueuse admiration.

J'exprime toute ma reconnaissance à M. le Professeur E. Rabaud, qui m'a fait le grand honneur d'accepter la présidence de cette thèse, et je le remercie respectueusement de s'être intéressé à plusieurs reprises à mon travail. Il a tenu à manifester sa bienveillance à l'égard de mes recherches en me fournissant maintes fois un matériel des plus utiles. J'ai eu aussi la bonne fortune de pouvoir bénéficier de sa connaissance toute particulière du groupe des Arthropodes. Qu'il trouve ici l'expression de ma vive gratitude.

Je prie M. L. Berland, Assistant au Muséum d'Histoire Naturelle, d'agréer mes remerciements les meilleurs pour son dévouement à la cause des Aranéides, et pour l'extrême obligeance avec laquelle il a recherché à mon intention des exemplaires d'espèces rares ou lointaines. Il a également pris la peine de déterminer tous les échantillons que je lui soumettais, de sorte que c'est à lui que l'on doit la base systématique certaine sur laquelle repose ce travail.

Enfin, j'aurais mauvaise grâce à ne pas rappeler ici les entretiens cordiaux que j'eus avec mes amis le Professeur Agrégé J. Verne et le Docteur C. Sannié au sujet des Araignées. Qu'ils soient remerciés d'avoir si souvent mis leur compétence à mon entière disposition.

MATÉRIEL ET TECHNIQUE

MATÉRIEL

A différents points de vue, les Aranéides constituent un matériel des plus favorables. Ils forment, en effet, un groupe à la fois homogène et varié, dont les familles sont bien distinctes, se caractérisent par des genres de vie différents, et sont riches en espèces. Celles-ci comprennent elles-mêmes un grand nombre d'individus, dont la capture est en règle générale facile, et qu'on peut souvent ramasser en grande quantité. Enfin, il existe en toute saison des représentants de certains des genres les plus communs.

J'ai étudié un grand nombre d'espèces, dont voici la liste ⁽¹⁾ :

TETRAPNEUMONES.

Aviculariidae.

Nemesia coementaria Walck.

Nemesia carminans.

DIPNEUMONES.

Dictynidae.

Dictyna puella E. Sim.

Dictyna civica Luc.

Amaurobius similis Blackwall.

Dysderidae.

Dysdera crocata C. Koch.

(1) Je tiens à remercier, outre M. le Professeur Rabaud et M. Berland à qui j'ai déjà exprimé ma reconnaissance, M. Marcel Prenant, chef de travaux pratiques à la Station Biologique de Roscoff, M. le Professeur agrégé J. Turchini, et, surtout, Mlle Docteur Rodat, du matériel qu'ils ont bien voulu me faire parvenir.

Scytodidae.

Scytodes thoracica Latr.

Attidae.

Salticus (Calliethera) scenicus Clerck.

Aelurops insignita Th.

Ballus depressus Walck.

Lycosidae.

Pardosa lugubris Walck.

Pardosa monticola Clerck.

Sparassidae.

Micrommata virescens Clerck.

Thomisidae.

Xysticus cristatus Clerck.

Heriaeus hirsutus Walck.

Synema globosa Fabr.

Misumena vatia Clerck.

Thomisus onustus Walck.

Philodromus dispar Walck.

Epeiridae.

Epeirii

Argiope bruennichi Scl.

Cyclosa conica Pall.

Epeira (Araneus) dromedaria Walck.

Epeira cucurbitina Clerck.

Epeira diademata Clerck.

Epeira cornuta Clerck.

Epeira scopletaria Clerck.

Epeira diodia Walck.

Epeira Redii Scop.

Epeira ceropegia Walck.

Zilla Xnolata Clerck.

Meta segmentata Clerck.

Tetragnathii

Tetragnatha exiensa L.

Uloboridae.

Uloborus Walckenaerius Latr.

Hyptiotes paradoxus Koch.

Theridiidae.

Episinus truncatus Latr.
Theridium formosum (lunatum) Clerck.
Theridium lineatum (ovatum) Clerck.
Teutana grossa Koch.
Teutana triangulosa Walck.

Pholcidae.

Pholcus phalangioides Fuessl.
Holocnemus pluchei.

Urocleidae.

Uroclea Durandi Walck.

Agelenidae.

Cœtotes atropos Walck.
Tegenaria domestica Clerck.
Tegenaria sp. diverses.
Agelena labyrinthica Clerck.

Clubionidae.

Clubiona reclusa Cb.
Chiracanthium punctorium Villers.

Comme le montre cette liste, j'ai pu me procurer des représentants de toutes les familles importantes. J'aurais aimé cependant pouvoir y faire figurer quelques autres noms; c'est avec regret que j'ai dû renoncer à examiner, faute d'avoir pu en obtenir des échantillons, le genre *Argyroneta*, si particulier par son mode de vie, le genre *Atypus*, qui eût enrichi mes connaissances sur les Tétrapneumones, enfin le genre *Spermophora*, bien précieux puisqu'il appartient à la famille des Pholcides, cytologiquement si curieuse et si aberrante, et ne comprenant en France que quatre espèces.

Les espèces courantes d'Epeïres, de Tégénaires, d'Amaurobius m'ont fourni autant d'individus que j'en pouvais désirer, aussi est-ce surtout à ces groupes que je me suis adressé lorsque j'ai voulu étudier sur une grande échelle les variations de la formule sanguine, les phénomènes de la mue, etc. J'ai sacrifié ainsi pour divers usages près d'un millier de Tégénaires, dont la plus grande partie a été capturée dans les immenses caves de la Faculté de Médecine.

En ce qui concerne l'expérimentation, j'ai été rapidement

amené à préférer certaines espèces à d'autres pour leurs résistances particulières. Les différentes Araignées supportent très inégalement la captivité, par exemple, et ce comportement ne correspond pas toujours, comme on pourrait le croire, au changement apparent que le maintien sous une cloche de grillage ou dans un tube apporte à leur genre de vie. Une Thomise, cependant habituée à vivre au grand air, sur les fleurs, supporte pendant des mois, et avec un état général parfait, d'être confinée dans un petit espace, alors que la Tégénaire, beaucoup plus sédentaire, et semble-t-il à demi-domestiquée, se montre déjà moins indifférente au maintien dans un tube étroit. Certaines espèces même, comme *Tetragnatha extensa* L., *Pardosa lugubris* Walck., sont à peu près incapables de supporter la captivité plus de quelques jours, malgré des soins attentifs.

On retrouve la même variabilité d'une espèce à l'autre en ce qui concerne la facilité plus ou moins grande avec laquelle les Araignées captives acceptent de se nourrir. Ici encore je recommande les Thomisides pour la régularité avec laquelle elles dévorent les Mouches qu'on leur donne. Ces véritables Araignées de laboratoire supportent, en outre, admirablement le jeûne; j'ai pu prolonger celui-ci plus de quatre mois.

Enfin, et c'est un caractère peu fréquent, les Thomisides acceptent de pondre même dans les tubes les plus incommodes; elles y produisent des cocons parfaitement sains, dont les œufs se développent tout à fait normalement. La plupart des autres Araignées, à moins qu'on leur ait préparé des cages particulièrement vastes et confortables, ne fournissent que des produits plus ou moins avortés; souvent même les femelles retiennent leurs œufs et les résorbent.

Il m'est arrivé, lorsque je désirais avoir à ma disposition des individus vivant dans des conditions tout à fait normales, de laisser en place une Araignée (une Tégénaire, un Amaurobius, etc...) dans un gîte connu, et d'exercer à son endroit une surveillance suffisante pour être tenu exactement au courant de ses conditions de vie. Je pouvais ainsi me convaincre qu'elle n'absorbait pas d'autres proies que celles que je lui fournissais, qu'elle ne subissait pas de mues, etc...

TECHNIQUE

A. — MATÉRIEL FIXÉ.

I. *Méthode des coupes.* — Avant d'établir la liste des fixateurs et des colorants que j'ai employés, je voudrais donner quelques indications sur les précautions particulières que réclament les Araignées lorsqu'on veut les fixer, les inclure et les colorer convenablement.

Les Arthropodes, revêtus de chitine, sont difficilement pénétrés par les fixateurs et fournissent des pièces aussi malaisées à inclure qu'à fixer. Chez les Araignées, la difficulté est encore augmentée par le fait que la masse abdominale possède une consistance semi-liquide. Si on enlève le tégument externe avant la fixation, dans le but de faciliter celle-ci, on détruit les rapports normaux entre les organes dans une proportion telle qu'on rend l'interprétation des coupes très délicate. Il m'a donc fallu mettre au point des procédés tenant compte de ces conditions défavorables.

En ce qui concerne la fixation, il est absolument indispensable, à moins de s'adresser à des animaux très jeunes, sortant du cocon, de permettre l'accès du liquide à l'intérieur de la pièce par des débridements pratiqués aux extrémités antérieure ou postérieure. Les incisions doivent être faites avec la plus grande précaution s'il s'agit de l'abdomen, car la masse intestinale tend à faire hernie par l'ouverture. Je recommande, dans ce cas, de ne pratiquer, avant de plonger la pièce dans le fixateur, qu'une boutonnière très limitée et de l'agrandir au fur et à mesure du durcissement des tissus. Lorsqu'on désire obtenir des coupes intactes de la masse intestinale diverticulaire, il est préférable de s'adresser soit à des mâles, soit à des femelles non mûres : la présence d'œufs bien développés, qui durcissent extrêmement après fixation, occasionne en effet, lorsque l'on coupe, des délabrements souvent importants et à peu près inévitables.

Les seuls organes abdominaux que l'on puisse espérer

disséquer et fixer isolément sont les glandes séricigènes, les glandes génitales, l'intestin post-diverticulaire.

En ce qui concerne l'inclusion et la façon d'éviter les accidents dus à la présence de la chitine, deux procédés m'ont donné satisfaction.

J'ai quelquefois, la fixation étant terminée, enlevé aux ciseaux la chitine externe. Cette opération est facile sur de grosses Araignées, si l'on a soin de sectionner soigneusement, et à part, les muscles qui s'insèrent sur le tégument.

J'ai presque toujours employé un second procédé, conservateur de la chitine et applicable aux individus de toute taille, c'est la double inclusion à la paraffine-celloïdine, réglée ainsi qu'il suit :

Les pièces, déshydratées, sont placées de 12 à 24 heures suivant leur volume dans un mélange en parties égales d'alcool absolu et d'éther sulfurique. Elles sont portées ensuite et laissées 48 heures dans une solution fluide de celloïdine. J'ai renoncé à mon procédé primitif consistant dans l'emploi de deux solutions, dont la seconde était plus concentrée que la première. La solution unique que j'utilise actuellement ne doit pas être sirupeuse sous peine de rendre très difficile l'étalement (formation d'un pli médian ineffaçable) et le collage des coupes. Si l'on se sert d'une solution suffisamment fluide au contraire, les rubans se collent et se déplissent aussi aisément que par la méthode ordinaire à la paraffine.

Au sortir de la celloïdine, la pièce est portée dans le toluène, que l'on renouvelle une fois. L'inclusion à la paraffine est alors pratiquée de la façon habituelle. Les blocs obtenus fournissent des coupes aussi fines et d'aussi longs rubans que par la technique normale. La chitine y est intacte et a conservé avec les organes ses rapports réels. Le procédé dispense donc absolument d'employer l'artifice auquel nombre d'auteurs ont cru devoir recourir pour les Insectes, et qui consiste à n'étudier que des animaux dont une mue récente a ramolli les téguments. Outre le désavantage de rendre le matériel utilisable beaucoup plus rare, il a l'inconvénient sérieux de ne fournir que des pièces d'un type spé-

cial. La mue coïncide en effet, comme nous le verrons, avec des modifications importantes de l'état interne de l'animal.

Les fixateurs que j'ai utilisés de préférence sont les suivants :

1° Pour les pièces topographiques :

Le liquide de Duboscq-Brazil.

2° Pour les pièces cytologiques :

Le liquide de Flemming.

Le liquide de Regaud sans postchromisation.

Le même, avec postchromisation.

Le même, enfin, sans postchromisation, mais suivi d'un bain de 24 heures dans le tetroxyde d'osmium.

Le liquide de Champy.

Le tetroxyde d'osmium, en solution à 1 ou 2 %.

3° Pour le matériel utilisé en vue de recherches microchimiques :

L'alcool absolu.

Je déconseille l'emploi des mélanges, sublimés ou non, du type Carnoy, Gilson, etc..., qui quoique très pénétrants, avantage particulièrement précieux dans le cas des Aranéides, n'ont jamais entre mes mains donné que des résultats médiocres.

Les méthodes de coloration que j'ai employées sont très variées. Dès le début de mon étude, je m'étais rendu compte de la nécessité d'utiliser comparativement de nombreux procédés de coloration, si je voulais distinguer les unes des autres les abondantes enclaves de toutes sortes qu'une seule méthode colore trop souvent de façon identique. J'ai dû, sinon abandonner, du moins réduire l'usage de l'hématoxyline au fer, car trop de formations différentes se montrent également sidérophiles. J'ai employé tous les colorants histologiques que j'avais à ma disposition; j'ai retenu comme particulièrement utiles les méthodes suivantes, les unes classiques, les autres spéciales ou même personnelles.

Méthodes classiques :

- I. Hémalun-éosine-orange.
Carmin-vert lumière.
Bleu polychrome de Unna-tannin orange.
Méthode de Mann.
Hématoxyline ferrique-éosine-vert lumière (Prenant).
Hématoxyline ferrique-fuchsine acide-acide picrique (van Gieson).
Hématoxyline ferrique-rouge ponceau-bleu Poirier (Masson).
Méthode d'Altmann et surtout méthode de Champy-Küll pour l'étude du chondriome.
- II. Un certain nombre de méthodes micro-chimiques (recherche de la graisse, du fer, caractérisation des corps puriques, etc...) seront exposées en même temps que les résultats qu'elles m'ont fourni.

Méthodes spéciales :

J'ai préféré à toutes les méthodes de coloration ordinaires ci-dessus :

1° L'excellente quadruple coloration indiquée par HOLLANDE (1912 et 1914) : hémalun-fuchsine basique-orange-vert lumière, dont les temps sont réglés comme suit :

Les coupes, colorées par l'hémalun, sont mises cinq à six heures au contact d'une solution de rouge Magenta (rouge Magenta, 1 gr.; alcool 95°, 30 cc.; eau distillée, 100 cc.). Au sortir du rouge Magenta, on enlève l'excès du colorant par immersion dans l'alcool à 95° acidifié par l'acide chlorhydrique. On lave dix minutes à l'eau; on colore cinq minutes par l'orange phosphomolybdique; on lave deux minutes à l'eau; on traite par le vert lumière en solution aqueuse à 0 gr. 20 %; on déshydrate et on monte au baume.

2° Une triple coloration inédite : hémalun-fuchsine acide-jaune de Mars :

Après coloration ordinaire par l'hémalun, sans différenciation, mais après lavage à l'eau du robinet, je traite les coupes quelques minutes par une solution forte, anilinée,

ou non, de fuchsine-acide dans l'alcool à 40° (la coloration se fera de préférence sur l'étuve, à 30-35°. J'enlève soigneusement l'excès de fuchsine en différenciant dans l'alcool à 40° — Je porte ensuite la lame dans une solution alcoolique (alcool à 40°) de jaune de Mars (Martius Gelb); suivant les pièces, je laisse dans la solution de 1 à 5 minutes, jusqu'à ce que la coupe apparaisse bien jaune à l'œil nu. — Je déshydrate très rapidement et je monte dans le baume.

Lorsque cette coloration est réussie, elle donne des teintes réellement magnifiques, car le jaune de Mars et la fuchsine se combinent inégalement suivant les objets et fournissent toute une série de nuances éminemment différenciatrices. Le seul inconvénient de cette méthode est l'instabilité du jaune de Mars, qui est facilement réduit par le baume et dont l'intensité diminue rapidement, dans les 48 heures qui suivent le montage. Après ce temps, d'ailleurs, la coloration ne varie plus guère. Aussi les préparations les plus satisfaisantes sont-elles celles qui, au moment où elles viennent d'être exécutées paraissent trop riches en jaune. Laissées à elles-mêmes, elles deviennent excellentes en peu de temps.

J'ai essayé en vain de rendre le jaune de Mars plus stable en ajoutant à sa solution de l'aniline, du formol, etc... Mais on peut éviter l'action réductrice du baume en utilisant le montage au baume sec préconisé par Masson.

3° Une quadruple coloration également inédite : hémalum-fuchsine-acide-jaune méthanil-vert lumière.

Après coloration ordinaire par l'hémalum, bien différenciée, je traite les coupes par la fuchsine-acide comme dans la technique précédente. Je différencie dans l'alcool à 40° en ayant soin de laisser un excès de fuchsine (coupe rose vii). — Je fais agir ensuite 5 minutes une solution aqueuse saturée de jaune méthanil. — Je lave rapidement à l'eau ordinaire et je traite les coupes par le vert lumière comme dans le dernier temps de la triple coloration de Prenant. C'est là, comme dans cette dernière méthode, la seule manipulation délicate. — Je termine par une déshydratation rapide et je monte au baume.

La coloration obtenue est parfaitement stable. Elle m'a

semblé préférable en ce qui concerne les Araignées à la méthode de HOLLANDE, surtout au point de vue de la différenciation des enclaves.

II. *Empreintes et dissociations.* — Pour compléter et confirmer les résultats obtenus par la méthode des coupes, j'ai pratiqué de très nombreuses empreintes ou dissociations. Les avantages de ces méthodes, qui fournissent des éléments intacts dont on peut apercevoir tout le contenu en faisant varier la mise au point, — qui permettent en outre d'excellentes fixations par les vapeurs d'acide osmique, — m'ont été particulièrement utiles dans l'étude des cellules intestinales.

B. — EXAMENS A L'ÉTAT FRAIS.

Je n'ai eu garde de négliger ce précieux procédé d'investigation, qui a retrouvé récemment toute la faveur qu'il mérite. Sans aller jusqu'à dire avec certains extrémistes que seules méritent créance les structures observables sur le vivant, ce qui ramènerait l'observation histologique à la seule étude des détails différemment réfringents, j'ai pu me rendre compte du nombre relativement considérable des formations existant sur les pièces fixées et que l'on peut retrouver à l'état frais.

J'ai pratiqué toutes les fois que cela m'était possible mes examens vitaux en goutte pendante, me défiant des altérations que le simple poids de la lamelle peut provoquer. J'ai toujours fait baigner les éléments que j'observais dans le liquide même de l'animal, préférable, à mon avis, aux solutions physiologiques les plus réputées.

J'ai abondamment usé des colorants dits vitaux ou post-vitaux, particulièrement du rouge neutre, du bleu de Crésyl brillant et du vert Janus.

DIGESTION

ANATOMIE MICROSCOPIQUE GÉNÉRALE DE L'APPAREIL DIGESTIF

La digestion est la seule fonction des Araignées qui ait attiré la curiosité des chercheurs et suscité un certain nombre de mémoires. Ces derniers peuvent cependant donner lieu à d'importantes additions ou rectifications, aussi bien sur le terrain histologique que sur le terrain expérimental.

Avant de les analyser, je suis obligé d'exposer dans ses grandes lignes l'anatomie de l'appareil digestif. Elle est bien connue actuellement, tout au moins dans son ensemble, grâce aux travaux de BERTKAU (1885) et de HAMBURGER (1916), que mes propres observations confirment entièrement.

L'appareil digestif comprend deux régions : céphalo-thoracique et abdominale.

Le segment céphalo-thoracique commence à l'orifice buccal, fente quadrangulaire regardant en bas, située entre les lèvres supérieure et inférieure, et en partie recouverte par les mâchoires supérieure et même inférieure. L'orifice ainsi limité, normalement clos par le rapprochement des lèvres, conduit dans une cavité buccale, plus ou moins spacieuse, obliquement dirigée en haut et en arrière. Ses parois, fortement chitinisées, sont formées de deux plaques dures (plaques palatines) réunies entre elles par une paroi mince; je ne décrirai pas ici le détail de ces plaques suffisamment

connues, et dirai seulement qu'elles sont munies de petites saillies, ou dents, d'origine cuticulaire.

La cavité buccale s'ouvre en arrière dans le pharynx, à section elliptique, à paroi supérieure rigide, à paroi inférieure formée d'une mince membrane plissée. Le pharynx se continue par l'œsophage, qui a une lumière étroite, traverse le système nerveux (figure 1), se coude à deux reprises,

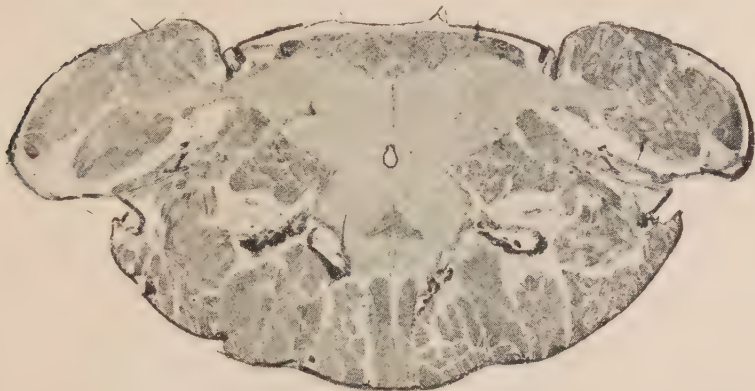


FIGURE 1. — Coupe transversale d'un cephalothorax de *Tetragnatha extensa* : au milieu de la coupe, au centre de la masse ganglionnaire nerveuse, l'œsophage.

en décrivant une sorte d'arc de cercle, et se dilate pour former ce que BERTKAU (1885) appelle le jabot aspirateur, dernière portion de l'intestin antérieur. Sur ce jabot s'insèrent de nombreux muscles.

L'intestin moyen qui lui fait suite est à la fois céphalo-thoracique et abdominal. Il est caractérisé par sa tendance à former des cœcums ou diverticules. Ceux du cephalothorax, toujours peu nombreux, symétriques et dirigés vers la base des appendices dans laquelle ils pénètrent quelquefois, existent en nombre variable suivant les espèces et constant pour chacune d'elles. Ils s'anastomosent souvent entre eux et forment alors des réseaux particuliers à l'espèce que Clara HAMBURGER (1916) a bien étudiés, et sur lesquels je n'insisterai pas ici, car ils n'ont aucune corrélation avec les processus histo-physiologiques de la digestion.

La partie abdominale de l'intestin moyen est reliée à la partie céphalothoracique par un canal contenu dans le pédicule. Elle est constituée par un ensemble de diverticules très ramifiés, formant la masse considérable que les précédents auteurs nommaient foie, et que je propose de désigner sous le terme d'intestin diverticulaire. En effet, comme je le montrerai par la suite, il est tout à fait impropre d'appeler foie ou hépato-pancréas un organe que ses propriétés glandulaires ou absorbantes forcent à considérer comme un intestin typique et dont le fonctionnement n'a rien d'hépatique. Déjà BERTKAU (1884) faisait des réserves sur la légitimité de ce terme traditionnel (« die sogenante Leber »).

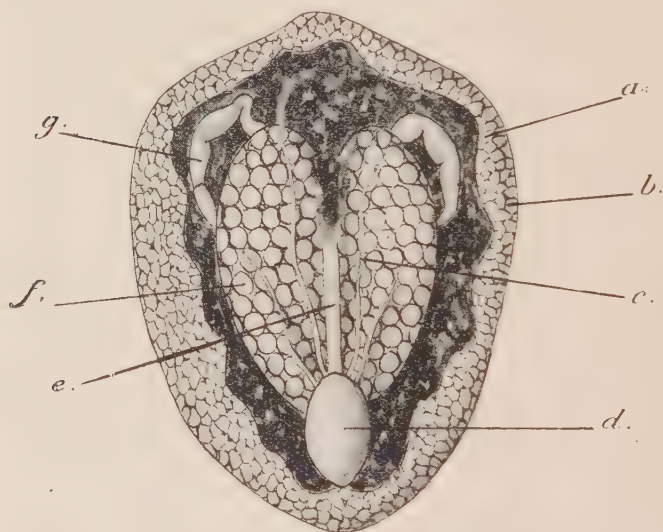


FIGURE II. — Vue dorsale de l'abdomen déchitinisé d'une *Epeire diadème* : la partie supérieure de l'intestin diverticulaire et le cœur ont été réséqués.

a : pavage formé par les amas de cellules à guanine qui occupent le fond des diverticules intestinaux superficiels

b : travée interstitielle séparant les culs-de-sacs diverticulaires.

c : tronc principal d'un tube de Malpighi.

d : cloaque.

e : intestin post-diverticulaire.

f : ovaire.

g : glande séricigène.

(D'après Vogt et YUNG, un peu modifié).

La presque totalité des diverticules naît de l'intestin moyen, immédiatement en arrière du pédicule, par des ori-

fices si larges et si rapprochés que dans cette région la paroi propre du canal intestinal disparaît à peu près complètement (Planche I). A ce carrefour de lumières succède un canal postdiverticulaire, désormais fermé, dont la longueur est fonction des dimensions longitudinales de l'Araignée (très long chez les Tetragnathes, par exemple), et qui aboutit, après un trajet rectiligne, à une grande poche contractile ou cloaque (Planche I et figure II). Ici cesse l'intestin moyen.

Le cloaque et le canal anal qui lui fait suite forment l'intestin postérieur. L'orifice anal est muni d'un appareil musculaire qui assure son occlusion. Il débouche au sommet d'un tubercule moins proéminent que les filières et situé postérieurement et dorsalement par rapport à celles-ci.

On ne saurait mieux se représenter les rapports de l'intestin diverticulaire qu'en considérant celui-ci comme une masse de remplissage qui occupe tout l'espace situé entre le revêtement externe et le reste des organes abdominaux. Elle contracte des rapports intimes avec un tissu particulier, ou tissu interstitiel, qui s'insinue entre les diverticules, les rend solidaires les uns des autres, et forme un réseau où cheminent les vaisseaux et les tubes de Malpighi. Elle atteint les téguments des faces supérieure et latérales sur presque toute leur étendue, et même elle peut recouvrir le cœur (*Dictyna puella* E. Sim. — *Epeira dromedaria* Walck.), qu'elle entoure toujours complètement sur au moins trois côtés. Elle repose en bas sur les glandes génitales et envoie le plus souvent au-dessous des glandes séricigènes un diverticule impair et médian très allongé (Planche I). Lorsque l'ovaire se développe, il refoule la masse intestinale, dont le volume est alors très considérablement diminué et qui se trouve réduite à une mince couche périphérique (figure III). Le cloaque, toujours dorsal par rapport à l'axe intestinal, forme une poche allongée, recourbée en haut et en avant (Planche I), dont par conséquent le fond est beaucoup plus antérieur que l'orifice. Lorsqu'il est distendu par les produits de déchet, il comprime l'intestin diverticulaire et peut, chez

certaines espèces, arriver presque au contact des téguments dorsaux.

La valeur fonctionnelle des différents segments du tube digestif que je viens de passer en revue est très inégale.



FIGURE III. — Abdomen d'*Episinus truncatus*, femelle prête à pondre. Coupe transversale.

c : cœur.

o : œufs complètement développés.

g : glandes séricigènes disposées en croissant au-dessous de l'ovaire.

i : diverticules intestinaux comprimés au maximum et réduits à une mince écorce entourant les glandes séricigènes et l'ovaire.

L'intestin postérieur, et en particulier le cloaque, est consacré à l'accumulation et à l'évacuation des résidus, sans préjuger d'une fonction excrétrice que ce n'est pas le lieu d'examiner ici. L'intestin moyen, et spécialement sa partie diverticulaire, représente le seul segment proprement digestif, le seul donc que je doive maintenant étudier en détail.

INTESTIN DIVERTICULAIRE

Bien que la plupart des faits que je vais exposer aient été observés sur l'intestin abdominal, ils concernent aussi bien les diverticules thoraciques, dont la cytologie et la physiologie sont absolument identiques.

HISTORIQUE.

Je ne fais que résumer ici les résultats antérieurs, me réservant, pour éviter les redites, de les détailler au moment où je pourrai les confronter avec mes propres observations.

Avant même que sa structure fût connue, l'intestin diverticulaire a été l'objet, quant à son rôle, d'interprétations très diverses et tout à fait gratuites. Ainsi RAMDOHR le considéra comme une poche gastrique, TREVIRANUS puis WASMANN en firent un corps adipeux, DE SERRES y vit un foie, DUGÈS, un « estomac capable de sécréter de la bile », BLANCHARD (1885) enfin, un simple réservoir alimentaire.

PLATEAU (1877), le premier, lui consacra un travail sérieux. Histologiquement, il ne reconnaît dans l'intestin diverticulaire qu'une seule sorte de cellules. Physiologiquement, il l'interprète comme la glande digestive essentielle de l'Araignée, et s'il le nomme « foie », c'est sans pousser trop loin l'homologie avec l'organe des Vertébrés.

BERTKAU (1884) distingue au contraire deux types d'éléments, dont il décrit assez médiocrement la structure et qu'il assimile sans preuves aux cellules à ferments et aux cellules hépatiques de l'hépatopancréas des Crustacés et des Gastéropodes.

BERNARD (1893) ajoute aux travaux antérieurs en ce qu'il distingue dans les cellules intestinales deux sortes d'enclaves, les unes alimentaires, les autres de déchet.

BERLESE (1899) confirme et précise cette distinction. Il voit apparaître les résidus de la digestion sous forme de « cristaux uriques » dans le corps cellulaire. Ces cristaux sont expulsés soit à travers la membrane, soit avec la cellule toute entière qui tombe dans la lumière. Mais BERLESE inter-

prête les deux types cellulaires observés avant lui comme deux aspects d'une même cellule saisie à des âges différents.

KOBERT (1903) étudie les enzymes contenues dans l'extrait « hépatique ».

BIEDERMANN (1911), dans le *Handbuch der vergleichenden Physiologie* de WINTERSTEIN, expose en détail et d'une façon excellente les travaux déjà parus mais sans rien y ajouter de personnel.

OETCKE (1912), enfin, dans son intéressant travail sur la digestion de la Tégénaire, adopte l'opinion de BERTKAU quant à l'existence de deux types cellulaires. Il cherche à suivre l'évolution de leurs enclaves et donne la première interprétation exacte dans l'ensemble des processus digestifs des Araignées. Ses résultats auraient sans doute été complets et définitifs s'il avait employé des méthodes histologiques plus nombreuses et un matériel zoologique plus abondant et plus varié.

CYTOLOGIE.

La paroi intestinale diverticulaire est essentiellement constituée par une *tunica propria* sur laquelle reposent trois sortes de cellules.

Tunica propria.

C'est une mince lamelle, sans structure, très peu résistante, ayant 0 μ 25 d'épaisseur. Je ne lui ai jamais vu de noyaux, bien que OETCKE (1912) lui en ait attribué; peut-être ceux qu'il a vus appartenaient-ils au tissu interstitiel qui double la membrane au dehors et qui peut s'y accoler étroitement.

Les cellules intestinales sont de trois types : absorbantes, à ferments, basales.

Cellules absorbantes.

Ce sont les éléments les plus abondants; elles forment environ les trois quarts des éléments totaux d'un diverticule. Elles correspondent à la cellule type A de OETCKE.

La forme haute et en massue que tous les auteurs leur reconnaissent est, en effet, celle qu'elles présentent le plus fréquemment sur les coupes. Mais cette forme peut varier considérablement, bien que le pôle libre fasse toujours une saillie convexe dans la lumière. Elle varie :

— suivant les espèces. Les différences observées sont morphologiquement importantes et peuvent quelquefois permettre d'identifier un animal au seul examen de ses cellules intestinales : les Thomisides ont des éléments relativement larges et bas, *Chiracanthium punctorium* (Villers) a, au contraire, des cellules particulièrement étroites et hautes, etc..., mais le fonctionnement des éléments reste identique dans tous les cas.

— suivant l'âge des animaux, les cellules étant d'ordinaire d'autant plus hautes et plus renflées à leur extrémité libre que l'animal est plus âgé. Chez les très jeunes sujets, les éléments peuvent être plus larges que hauts.

— suivant l'état de réplétion du diverticule, qui est capable de se distendre considérablement au moment où la nourriture afflue, et présente alors une paroi peu élevée; certains auteurs antérieurs à PLATEAU, constatant ce pouvoir de distension, en avaient fait la propriété essentielle du diverticule, à l'exclusion de toute fonction digestive.

— enfin, suivant le stade de la digestion. La cellule subit des modifications de forme en rapport avec ses fonctions. Dans l'intestin au repos, elle est relativement basse (Planche II, figure 8), puis elle devient de plus en plus haute, tout en restant cylindrique, à mesure qu'elle absorbe les produits alimentaires; lorsque, au terme de la digestion, elle se charge de déchets, ceux-ci s'accumulent surtout au pôle apical, qui s'élargit, fait une forte saillie dans la lumière, et donne à la cellule la forme en massue souvent décrite (Planche II, figure 12) : elle est quelquefois remarquable par la longueur et la minceur du pédicule. Après l'expulsion des déchets, la cellule revient à la forme de repos initiale.

Ces images ne sont observables que sur les coupes. Les cellules intestinales étudiées à l'état frais après dissociation dans un liquide physiologique prennent le plus souvent, par

suite de la tension superficielle, une forme sphérique ou légèrement ovalaire, indépendante de la richesse en enclaves de l'élément (figures IV à VIII).

Noyau.

Le noyau de la cellule absorbante est de taille petite (5 à 6 μ) relativement à celle de la cellule (50 à 90 μ) et relativement aussi à celle des noyaux de certains éléments voisins (cellules à ferments ou cellules interstitielles); il est remarquablement arrondi.

Il est souvent double, quelquefois triple d'après OETCKE — assertion que je ne puis ni confirmer ni contredire à cause de la difficulté souvent très grande de délimiter sur les coupes les cellules les unes des autres. En tous cas les quelques dissociations d'intestin que j'ai pu examiner à ce sujet ne m'ont jamais montré d'éléments trinuéclés. La chromatine, sans affecter de répartition particulière, offre une disposition très régulière des grains périphériques et des granules centraux qui ne forment jamais de mottes ni d'amas. Au point de vue de la colorabilité, on rencontre deux types de noyaux, les uns pâles, les autres foncés; cette différence paraît traduire des variations dans la qualité de la chromatine, et non dans sa quantité: car, dans les deux cas, la teinte prise par chacun des grains est très différente.

On peut ou non trouver dans le noyau un nucléole plasmatique de petite taille.

La position des noyaux est très variable et constitue un caractère fonctionnel. Lorsque l'élément est au repos, le noyau est plus ou moins central; au cours de l'absorption des matières alimentaires, il devient au contraire basal. Au moment de l'évacuation des produits résiduels, s'il y a deux noyaux, l'un reste basal, l'autre — apical — sera éliminé avec les *excreta*; s'il n'y en a qu'un, on le rencontre soit à la base, soit au pôle libre, et cette dernière éventualité représente un pronostic de mort pour la cellule qui, comme nous le verrons plus loin, s'éliminera alors toute entière.

La participation du noyau au fonctionnement de la cellule absorbante semble relativement faible si on la compare à l'activité que manifestent les noyaux des tissus voisins

(interstitiel, malpighien, etc...), dont nous décrirons plus loin les saisissantes images.

Le noyau de la cellule absorbante se divise fréquemment, mais toujours par le mode direct. L'absence de figures de karyokinèse est d'autant plus frappante que les cellules basales voisines en présentent périodiquement. Les divisions directes sont responsables de l'état binucléé souvent observé de la cellule absorbante.

Cytoplasme.

Le protoplasme de la cellule diverticulaire absorbante est peu colorable, légèrement basophile, finement granuleux, peu dense, surtout vers le centre. Dans la partie convexe du pôle apical, il est en général épaissi. Ce pôle ne présente aucune autre différenciation particulière, telle que plateau strié, bordure en brosse, etc..., ce qui est remarquable de la part d'éléments ayant, comme nous le verrons, un rôle absorbant des plus actifs.

Le cytoplasme contient des mitochondries rares et disséminées. Il contient surtout des enclaves pouvant être très abondantes et très variées, dont la présence et les transformations constituent l'essentiel des phénomènes morphologiques de la digestion chez l'Araignée. Pour la commodité de la description, je vais réduire ces enclaves à un certain nombre de types; j'ai choisi comme tels les stades les plus caractérisés, les plus faciles à voir et à décrire; mais il faut bien savoir qu'il existe entre certains d'entre eux des états intermédiaires qu'il m'a paru superflu de faire figurer dans ma description.

On peut dès maintenant séparer ces enclaves en deux catégories opposées : enclaves alimentaires, enclaves de déchet.

A. — Les premières se présentent sous deux formes :

1° des sphérules (Planche IV, figure 29) dont l'élément constituant principal est albuminoïde et qui proviennent directement du liquide alimentaire absorbé. Celui-ci, d'abord

contenu dans la lumière du diverticule, passe dans la cellule intestinale et s'y condense sous forme de sphères volumineuses, apparaissant au pôle apical. Elles sont absolument comparables d'une espèce à l'autre, sauf en ce qui concerne la taille (d'un diamètre moyen de 8 à 10 μ , elles atteignent par exemple chez *Pholcus* 14 à 15 μ). Leur colorabilité variable, leur structure homogène ou granuleuse sont autant de témoignages des premières transformations que subissent les matériaux absorbés.

2° des enclaves graisseuses de taille variable. Elles sont irrégulièrement réparties dans le protoplasme, ou bien massées dans la région basale de l'élément (Planche IV, figures 29 et 30).

B. — Les enclaves de déchet ont des aspects multiples, qui ne se rencontrent pas tous dans une même espèce. Ce sont :

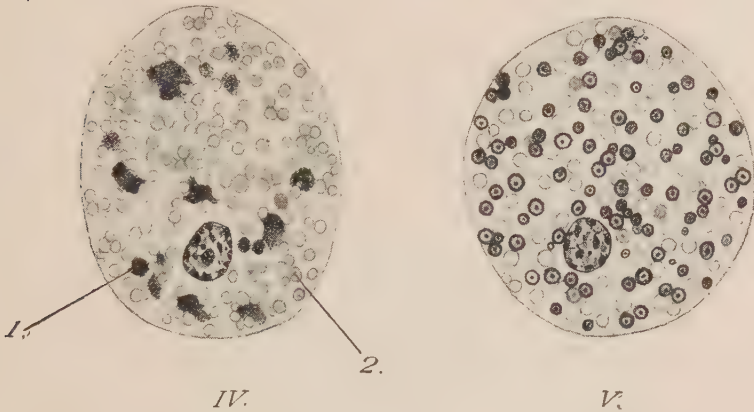
1° des mottes brunâtres, qui apparaissent les premières au cours de la digestion. Elles présentent des caractères très différents suivant les groupes et sont responsables de la coloration macroscopique générale de la masse intestinale qui varie suivant les Araignées du jaunâtre pâle au brun rouge foncé : elle n'est donc point dûe, comme le voulait BERTKAU (1884), à un pigment jaune diffus contenu dans les cellules « hépatiques ». A titre d'exemple, et jugeant sans intérêt de rapporter ici tous les caractères qui distinguent les enclaves d'une espèce à l'autre, je décrirai seulement deux types bien représentatifs :

— chez *Tegenaria domestica* (Clerck), ces enclaves se présentent sous l'aspect de mottes granuleuses brun jaunâtre foncé, dont la taille très inégale varie de 1 à 5 μ et qui n'ont pas de forme définie (figures IV et VI). Elles ne sont jamais très nombreuses dans un même élément, et se trouvent rassemblées à la fin de la digestion dans une sorte de poche qui les isole du reste de la cellule (figure VIII).

— chez *Epeira cornuta* (Clerck), au contraire, on trouve des corps très petits, assez réguliers, arrondis, presque tous de même taille (1 à 2 μ) et dont la coloration est brun rou-

geâtre (Planche II, figure 11). Généralement fort nombreux, disséminés dans tout le protoplasme dont aucune membrane ne les isole, ils constituent les produits de déchet les plus abondants chez cet animal.

2°. des petites sphères incolores, légèrement hématéiphiles, de taille et de forme très régulière ($1,5\ \mu$ de diamètre).



FIGURES IV et V. — Cellules absorbantes, chargées de produits de déchet. *Tegenaria domestica*. $\times 1000$.

IV. — 1 : motte brunâtre granuleuse (type I).

2 : sphère (type II).

V : sphères nombreuses du type III..

Elles sont remarquablement abondantes chez les Tégénaires et disséminées dans tout l'élément (figure IV).

3° des petites sphères à double contour (figure V), dérivant directement des précédentes, dont elles ont la taille et la colorabilité (sauf peut-être une hématéiphilie plus accentuée); d'ailleurs, on les rencontre toujours ensemble, dans les mêmes espèces. Le contour interne est plus ou moins rapproché du contour externe. Il traduit la présence au centre de la sphère d'un cristal; celui-ci est d'autant plus grand que les deux cercles sont moins éloignés, mais ses dimensions ne sont jamais suffisantes pour permettre de le rattacher à un système donné. Il a souvent un éclat jaunâtre.

4° des petites sphères (Planche II, figure 12) indépendantes des précédentes, dont les distingue une taille un peu inférieure (1μ), un contour brunâtre et l'absence totale de colorabilité par l'hématéine. Elles sont assez résistantes aux agents chimiques et surtout aux acides. La soude décinormale les dissout lentement, la soude à 20 % assez rapidement.

D'elles naissent probablement les enclaves des deux groupes suivants :

5° des corps cristallins de même taille, autour desquels le cercle brunâtre périphérique se réduit à un croissant ou à une double calotte : ces dispositions donnent à l'enclave un aspect tout à fait particulier (figure VI). Leurs propriétés

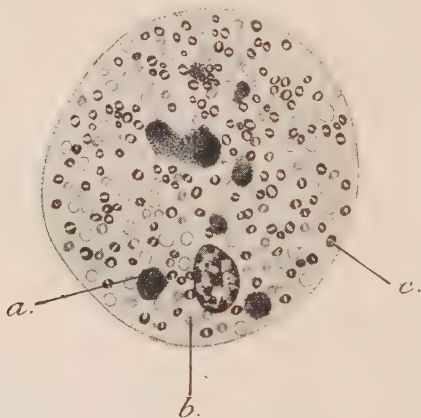


FIGURE VI. — Cellule absorbante. *Tegenaria domestica*. $\times 1000$.

a : mottes brunâtres granuleuses (type I).

b : sphères type II.

c : corps cristallins, type V.

chimiques sont assez analogues à celles des enclaves de type 4. Elles sont cependant un peu moins résistantes, et la soude décinormale les dissout beaucoup plus rapidement.

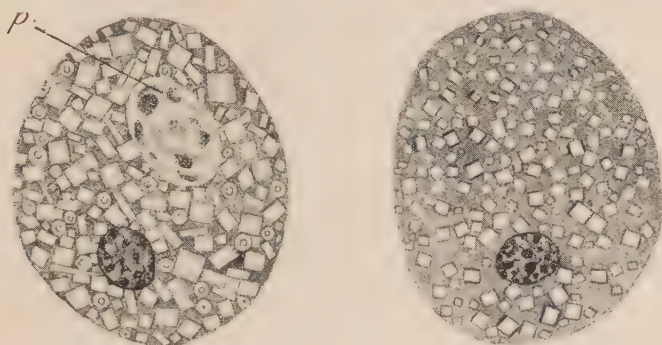
6° des cristaux vrais (figures VII et VIII), très nombreux, tous incolores et transparents, qui présentent les formes les plus variées, parmi lesquelles on peut distinguer :

a) des cristaux plats, rectangulaires, souvent très allon-

gés, dont les dimensions vont de $2 \times 3 \mu$ à $2 \times 10 \mu$. Certains d'entre eux montrent, après traitement par le rouge neutre ou par le mélange de Giemsa, une coloration remarquable en rose ou en bleu vif de deux de leurs faces ou arêtes opposées (Cf. figure IX).

b) des cristaux plats dont les deux plus grandes dimensions, subégales, ont environ $2,5 \mu$. Leur tranche apparaît souvent jaune brunâtre (Planche II, figure 12).

c) des cristaux qui se présentent sous la forme de prismes hexagonaux et dont la plus grande dimension atteint $3,5 \mu$.



VII

VIII.

FIGURES VII et VIII. — Cellules absorbantes. *Tegenaria domestica*. $\times 1000$. Cristaux de déchet de types variés.

VII : p : mottes brunâtres granuleuses contenues dans une poche qui les isole des autres enclaves.

Les trois types de cristaux que je viens de distinguer — ou tout au moins les deux premiers — me paraissent résulter de la transformation des enclaves du type 3. J'ai admis précédemment que ces dernières naissaient elles-mêmes des sphères du type 4. Il y a donc là une chaîne continue d'aspects morphologiques auxquels correspondent de légères transformations chimiques, se produisant dans le sens d'une moindre résistance aux solvants (acide chlorhydrique au $1/10^e$, soude décijnormale). Cependant les réactions fondamentales sont les mêmes, et telles que, comme BERLESE (1893) l'avait déclaré sans justification suffisante, l'on peut considérer les enclaves comme formées d'acide urique ou d'urates.

L'argument le plus certain sur lequel s'appuie cette caractérisation est la facilité extrême avec laquelle elles se dissolvent dans l'hydrate de pipérazine.

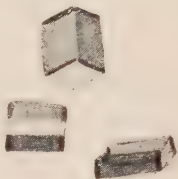


FIGURE IX. — Cristaux contenus dans une cellule absorbante de *Tegenaria domestica*.
Coloration par le mélange de Giemsa.

7° Enfin, des enclaves ferrugineuses que je signale ici, mais sur lesquelles je reviendrai plus loin (p. 33).

Cellules à ferments.

J'appelle ainsi les cellules B de OETCKL (1912), dont on doit la découverte à BERTKAU (1884), et que BERLESE (1899) a considérées comme des stades jeunes des cellules absorbantes. Elles se distinguent pourtant de celles-ci par les caractères les plus évidents.

Elles ont une forme bien définie. Celle-ci est ovoïde pour les cellules en charge (Planche II, figures 3 et 4), et se montre identique sur les coupes ou dans les dissociations. Elle est cunéiforme (Planche II, figure 1) pour les cellules qui se sont récemment vidées et qui subissent des pressions latérales de la part des éléments contigus.

Comme elles sont moins élevées que les cellules absorbantes (leur taille ne dépasse pas 50 μ) et qu'elles sont constamment en contact avec la *tunica propria*, leur pôle libre n'atteint parfois la lumière qu'au fond d'un étroit entonnoir ménagé entre les éléments absorbants voisins (Planche II, figure 4). Le passage est toujours libre au-dessus d'une cellule à ferments chargée d'enclaves, mais se referme souvent au niveau d'une cellule vidée ou en reconstitution.

Les cellules à ferments sont moins nombreuses que les cellules absorbantes (1 pour 4 environ) et réparties de telle façon que deux d'entre elles ne sont jamais côte à côte.

Noyau.

Le noyau est presque constamment situé à l'union du tiers moyen et du tiers inférieur de la cellule. Il est de grande taille (6 à 12 μ), très colorable; sa chromatine est répartie en grains assez gros. Il est le siège de processus élaborateurs très importants qui modifient ses dimensions et son aspect. A partir du nucléole se forment, en effet, des enclaves fuchsinophiles et réfringentes qui se développent à l'intérieur du noyau jusqu'à le distendre au maximum (Planche II, figures 1 et 2), et à ne laisser subsister autour d'elles qu'une mince couche de chromatine annulaire. Elles sont expulsées dans le protoplasme. Après leur sortie, le noyau se reforme et élabore très rapidement une enclave nouvelle. A cette activité élaboratrice s'oppose une remarquable absence, dans la cellule à ferments, de figures de division directe ou indirecte. Très spécialisée, elle semble incapable de se reproduire. En ce qui concerne l'amitose, je n'ai jamais rencontré d'images pouvant même prêter à équivoque.

Tous les caractères du noyau que je viens de passer en revue peuvent servir à l'opposer à celui de la cellule absorbante; aussi est-il incompréhensible que BERTKAU (1884) les ait déclarés comparables.

Cytoplasme.

Le protoplasme est épais, dense, très fortement basophile, il contient des mitochondries répandues dans tout l'élément; lorsque la cellule est en charge, on y voit de grosses boules de taille subégale (6 à 8 μ de diamètre) qui dans les examens à l'état frais se montrent parfaitement incolores, d'aspect brillant et clair, ce qui les différencie nettement des sphères digestives de même taille contenues dans les cellules absorbantes. Elles sont franchement acidophiles et ont pour la fuchsine une affinité remarquable (Planche II, figure 2). Celle-ci est cependant d'autant plus accentuée que la boule est plus jeune. A partir de cet aspect primitif, elles peuvent subir deux sortes de modifications :

1° Au lieu de rester bien individualisées, elles tendent,

tout en gardant leurs affinités coloratives, à former une masse morulaire d'aspect légèrement vitreux (Planche II, figure 7).

2° Elles peuvent présenter au contraire, en même temps qu'un commencement de désagrégation, une diminution de leur fuchsinophilie. Mises en présence d'un mélange de fuchsine acide et de jaune de Mars, elles prennent une coloration jaunâtre, parfois piquetée de brun. Ces modifications seront comme les précédentes interprétées plus loin (p. 44).

L'étude chimique des boules révèle une constitution à base de matières albuminoïdes, mais je ne considère ces dernières que comme le substratum d'un corps actif que mes analyses n'ont pu, sans que j'en sois bien surpris, déceler.

Je signale ici, sans y insister pour le moment, les enclaves ferrugineuses qui apparaissent dans certaines conditions à l'intérieur du noyau ou du protoplasme de la cellule à ferments.

Cellules basales.

Les cellules dont je vais parler maintenant n'ont leur équivalent dans aucun travail antérieur, car elles étaient passées jusqu'ici totalement inaperçues. Plus petites que les éléments précédents, puisqu'elles ne mesurent jamais plus de 30 μ , elles reposent par une large base sur la membrane propre du diverticule, et n'atteignent jamais la lumière, dont les séparent toujours les cellules absorbantes voisines. Leur forme ne comporte aucune dimension dominante, et leur contour souvent irrégulier s'adapte à celui des éléments sus-jacents. Elles possèdent un noyau central, de petite taille, fortement chromatique, fréquemment en mitose, absolument dépourvu d'enclaves et de nucléole. Leur protoplasme est remarquable par sa faible densité et par son incolorabilité extrême. Dans les conditions ordinaires, elles ne contiennent pas d'enclaves, mais en cas de jeûne prolongé, il y apparaît des cristaux de guanine.

RECHERCHE DU FER DANS LES CELLULES DIVERTICULAIRES.

J'ai pratiqué la recherche du fer, chez les Araignées, soit sur des pièces fixées aux liquides de Bouin ou de Duboscq-Brazil, soit sur des dissociations traitées 10 minutes par l'alcool à 95°. En dilacérant la masse abdominale, ou mieux en écrasant un fragment de celle-ci entre deux lames, j'ai obtenu des diverticules intestinaux entiers, quoique aplatis, où une étude à la fois cytologique et topographique du métal révélé était possible. Les coupes, plus faciles à lire, tant au point de vue anatomique qu'au point de vue des localisations cellulaires précises, ont l'inconvénient de ne pas permettre l'évaluation certaine de la quantité de fer présente dans un élément donné. La méthode des empreintes, qui donne parfois de jolies images de cellules intestinales, mais qui détruit toutes celles dont les enclaves sont de grande taille, s'est révélée trop inconstante quant à la conservation des éléments pour être utilisée dans cette recherche.

J'ai employé de façon habituelle la méthode microchimique du bleu de Prusse, dont je réglais les temps comme suit :

Après un démasquage de 15 à 25 minutes par l'alcool acide (acide sulfurique à 4 %), je traitais les lames un temps égal par une solution fraîche, saturée, de ferrocyanure de potassium. Elles étaient plongées ensuite quelques minutes dans l'acide chlorhydrique à 1 %, puis, après lavage, colorées au carmin aluné (Krall), qui m'a toujours donné d'excellents résultats sur les objets relativement épais qu'il m'arrivait de traiter.

A titre de contrôle, j'ai utilisé quelquefois la méthode au ferricyanure après démasquage au sulfure d'ammonium. Elle m'a paru moins précise et moins fidèle que la méthode du bleu de Prusse, mais m'a fourni dans les cas favorables des images tout à fait superposables aux premières.

Enfin, pour préciser l'état, organique ou minéral, du fer décelé, j'ai comparativement soumis le matériel provenant d'un même individu à des démasquages de durée variable.

Un traitement direct par le ferrocyanure peut aboutir dans certains cas à une réaction positive, quoique quantitativement faible. Un contact d'un quart d'heure avec l'alcool acide est généralement suffisant pour mettre en évidence le métal contenu dans les cellules. Si on prolonge l'action 24 heures ou même davantage, on ne voit rien de plus sur les mêmes objets. On peut donc dire que, dans l'ensemble, le fer, libre en petite quantité, est en grande partie présent sous forme de combinaisons organiques et de combinaisons organiques lâches.

La répartition du fer dans le diverticule hépatique affecte les cellules absorbantes et les cellules à ferments. En outre, les masses excrémentielles contenues dans la lumière donnent fréquemment la réaction du bleu de Prusse. Au contraire, le liquide nutritif fraîchement absorbé, qui baigne le pôle apical des cellules, ne fournit jamais de réaction positive. Le fer y existe donc à l'état de combinaisons très stables; l'action des sucs intestinaux rend progressivement ces unions plus lâches, et le fer alimentaire n'est décelable qu'après une transformation relativement avancée.

En ce qui concerne les *cellules à ferments*, les éléments qui contiennent du fer appartiennent à trois types bien tranchés :

1° dans un premier cas, il s'agit d'une cellule petite, pauvre en enclaves, à noyau inactif, à protoplasme basophile bien développé. Ces cellules, de situation basale, ont un aspect cunéiforme particulier; elles sont complètement entourées par les cellules absorbantes qui débordent au-dessus d'elles. Leur protoplasme, outre quelques vacuoles pâles, contient après un traitement convenable des granulations bleu foncé, souvent réunies en petits amas, paraissant sans rapport avec le noyau.

2° dans un deuxième cas, il s'agit d'une cellule plus grande, plus haute, contenant dans son protoplasme quelques grosses boules de sécrétion, et dont le noyau en pleine activité est distendu par une ou plusieurs volumineuses sphères réfringentes. La coloration bleue intéresse, de façon

parfois un peu diffuse, le pourtour de l'enclave intranucléaire (Planche II, figure 14). Une teinte bleue, mais alors toujours peu franche, peut colorer aussi certaines enclaves récemment émises dans le protoplasme.

3° dans un troisième cas, la cellule est bourrée au maximum de grosses sphères. Entre celles-ci apparaissent des enclaves très petites, irrégulières ou arrondies, de coloration bleue intense (Planche II, figure 13). Elles sont quelquefois assez nombreuses pour former entre les grosses boules un semis relativement régulier.

La cellule absorbante peut contenir du fer à deux stades différents. Le premier est celui où l'élément est chargé de boules alimentaires nombreuses, homogènes, dont la transformation en matériaux de déchet n'est par conséquent pas encore apparente. On voit alors, semées entre ces enclaves de grandes dimensions, de petits grains ronds ou de petits anneaux de taille et de coloration bleue très régulières (Planche II, figure 15), en général peu nombreuses, parfois ramassés autour du noyau.

Le deuxième stade est celui où la cellule est remplie de produits de déchet plus ou moins brunâtres, répartis en amas plus ou moins irréguliers, qui s'accumulent principalement vers le pôle apical. Ces amas présentent soit une réaction du bleu de Prusse très nette, limitée à de petits grains distincts, et de forme variable, contenus parmi les déchets — soit, et c'est le cas le plus fréquent, une réaction diffuse plus ou moins franche de l'amas excrémentitiel tout entier.

La même réaction se produit sur les fragments cellulaires décapités qui sont expulsés dans la lumière, comme d'ailleurs sur les masses excrémentitielles plus importantes contenues dans le cloaque.

ETUDE DES DIFFÉRENTS STADES DIGESTIFS.

Je viens de passer en revue les enclaves de différents types qu'on rencontre dans les cellules digestives des Arai-

gnées. Cette analyse était nécessaire. Elle ne peut être considérée comme suffisante, car l'état digestif d'une cellule et de l'intestin diverticulaire tout entier — à un moment donné se définit par des présences simultanées d'enclaves, par des ensembles de caractères concomitants. J'ai donc essayé d'isoler des stades digestifs, que puissent représenter des associations constantes et précises de figures cytologiques.

Cette étude, fort délicate, n'est faisable que sur des Araignées dont les repas sont surveillés. Il faut en effet, non seulement connaître la date de ceux-ci, mais régler leur espacement de telle façon que les processus correspondant à une digestion soient terminés lorsque la digestion suivante commence. Dans les conditions naturelles l'Araignée fait des repas très fréquents dont les intervalles sont de beaucoup inférieurs à la durée d'une digestion. Les images obtenues, qui traduisent des chevauchements de stades, sont donc difficilement lisibles.

J'ai fait mes observations sur des Araignées (Epeires. Tégénaires) captives conservées dans les meilleures conditions, et dont je réglais les repas à volonté. Mes expériences ont porté sur un grand nombre d'animaux et m'ont permis de dégager les stades suivants qui concernent, si l'on veut, les états successifs par lesquels passerait une Araignée idéale, considérée aussitôt après un repas abondant et maintenue désormais au jeûne total.

1° *Animal sacrifié quelques heures après l'ingestion
du repas.*

Lumière du diverticule pleine d'une bouillie alimentaire claire, grenue, à affinités chromatiques peu nettes, qui baigne les pôles cellulaires.

Les *cellules à ferments* ont des aspects très divers. Les unes, dont le contour cellulaire est intact, sont remplies de boules qui subissent une fonte partielle et ont perdu leur avidité pour la fuchsine: par le mélange fuchsine acide-jaune de Mars, elles prennent une teinte qui va du bistre au jaune sale. Cette transformation commence en général par les boules les plus apicales. D'autres cellules laissent échapper

dans la lumière, par leur pôle libre, un liquide épais résultant de la fonte des boules précédentes et présentant la même chromaticité qu'elles (Planche II, figure 4). Ce liquide se mélange intimement avec la bouillie alimentaire qui baigne le pôle des cellules absorbantes voisines. La réaction des deux liquides l'un sur l'autre se manifeste parfois par l'apparition dans la zone de contact de trainées légères, et d'ailleurs fugaces, de petits grains basophiles. D'autres cellules, enfin, profondément situées par rapport aux éléments absorbants, et de forme triangulaire, sont réduites à un noyau entouré d'une étroite bordure de protoplasme basophile, privé d'enclaves. Ce stade succède manifestement au stade d'évacuation des boules, et représente la forme à partir de laquelle l'élément se reconstitue. Rapidement, en effet, on voit le noyau s'hypertrophier et des enclaves acidophiles s'y développer (Planche II, figures 1 et 2).

Les cellules basales ont un aspect banal, ne présentent pas de mitoses.

Les cellules absorbantes ont un noyau basal; leur pôle apical contient plusieurs grosses enclaves arrondies, alimentaires, formées par la condensation de substances nutritives fraîchement absorbées et encore à peine transformées. (Planche II, figure 9).

2° *Animal sacrifié au début de la digestion*

(36 à 48 heures après le repas).

Lumière du diverticule pratiquement vide. *Cellules à ferments* de petite taille; protoplasme privé d'enclaves ou contenant exceptionnellement quelques grosses boules, de formation récente, toujours brillantes et très colorables. Noyau distendu, déformé par la présence d'une ou de plusieurs grosses enclaves, qu'on surprend parfois au moment de leur évacuation dans le protoplasme. D'autres fois, au contraire, le noyau a été fixé immédiatement après la sortie d'une sphère et présente en son centre un vide clair non encore comblé. *Cellules basales* normales: pas de mitoses. *Cellules absorbantes* remplies de grosses boules de type alimentaire, les unes homogènes, les autres plus ou moins granuleuses:

certaines même, situées au voisinage du noyau, commencent à se désagréger (Planche II, figure 10) et dans leurs débris apparaissent de petites mottes brunâtres, décrites lors de l'étude morphologique des enclaves de déchet. Par les méthodes spécifiques, on met en évidence dans toute la cellule des gouttelettes graisseuses de taille variable.

3° *Animal en pleine digestion, quatre jours après l'ingestion du repas.*

Lumière du diverticule vide. *Cellules à ferments* contenant de nombreuses boules de coloration très fraîche et d'aspect brillant. Elles sont plus abondantes que dans l'état précédent, mais sont encore séparées par des zones de protoplasme basophile. Le noyau est distendu par une ou plusieurs enclaves volumineuses. *Cellules basales* normales, ne contenant pas d'enclaves. *Cellules absorbantes* bourrées d'inclusions très variées; les mottes brunâtres du stade précédent sont devenues plus nombreuses; elles sont mêlées à des enclaves cristallines de types divers; il n'existe plus de boules alimentaires homogènes, toutes sont plus ou moins granuleuses ou désagrégées. Quelquefois, mais rarement, on rencontre encore parmi elles quelques très petites gouttelettes graisseuses qui occupent la région basale de l'élément (Planche IV, figures 30 et 31).

4° *Animal parvenu au terme de la digestion (une dizaine de jours après le repas).*

Lumière du diverticule contenant quelques cristaux et débris cellulaires. *Cellules à ferments* complètement remplies par des boules brillantes, très colorables. Noyau présentant un gros nucléole plasmatique. *Cellules basales* privées d'enclaves, pouvant montrer des figures de mitoses. *Cellules absorbantes* hautes, en forme de massue, faisant une forte saillie dans la lumière, pourvues souvent de deux noyaux, l'un basal, l'autre apical. Le cytoplasme est bourré de produits de déchet, cristallisés ou amorphes, l'une ou l'autre de ces catégories étant dominante suivant l'espèce que l'on

considère (figures IV, V, VI, VII et VIII et Planche II, figures 11 et 12).

5° *Animal soumis à un jeûne léger (15 à 18 jours).*

Lumière du diverticule contenant de nombreux cristaux et enclaves excrémentitiels, des débris cellulaires parfois nucléés. *Cellules à ferments* remplies de boules; noyau au repos, renfermant toujours un nucléole plasmatique. *Cellules basales* pouvant être, mais exceptionnellement, en division indirecte. *Cellules absorbantes* vides, ne possédant qu'un seul noyau. Elles sont de petite taille, de hauteur réduite (Planche II, figure 8).

6° *Animal soumis à un jeûne moyen d'environ 4 semaines.*

Lumière du diverticule vide. *Cellules à ferments* bien développées, pleines de boules de dimensions habituelles, mais se colorant moins brillamment qu'aux stades précédents (Planche II, figure 3). Noyau au repos, contenant ou non un nucléole plasmatique. *Cellules basales*, ne présentant pas de mitoses, renfermant ou non quelques cristaux de guanine dans leur protoplasme. *Cellules absorbantes* dépourvues d'enclaves.

7° *Animal parvenu à l'extrême limite du jeûne
(2 à 4 mois après le dernier repas, suivant les espèces)*

Lumière du diverticule vide. *Cellules à ferments* bourrées de sphères; celles-ci sont à demi fusionnées entre elles et prennent un aspect vitreux très particulier (Planche II, figure 7), décrit avec la morphologie de la cellule (p. 32).

Protoplasme très réduit. Noyau central, déformé par la pression des boules, ne contenant pas d'enclaves. *Cellules basales* ne présentant pas de mitoses; le noyau a souvent un caractère pycnotique. Le cytoplasme est bourré de cristaux de guanine. *Cellules absorbantes* peu hautes, à protoplasme clair, trabéculaire, ne contenant que quelques enclaves cristallines de déchet.

HISTO-PHYSIOLOGIE.

L'exposé qui précède, dans lequel j'espère avoir bien précisé certains rapports morphologiques, va me servir de base pour une étude physiologique des phénomènes intestinaux essentiels de la digestion. Mais il en existe d'autres, en quelque sorte préparatoires, qui transforment les tissus de la proie en une bouillie alimentaire avant leur arrivée dans l'intestin moyen. Je vais d'abord en dire quelques mots.

L'Araignée n'absorbe jamais que des aliments liquides ou liquéfiés comme en témoignent tous les examens microscopiques que l'on peut faire du contenu des différents segments du tube digestif. Même dans l'œsophage ou dans le pharynx on ne rencontre jamais de fragments de tissus reconnaissables, jamais de débris tégumentaires chitineux. Les anciens auteurs avaient cru observer la présence de restes de chitine dans les lumières digestives des Araignées, et, dit WALCKENAE (1837), « dans les excréments d'un blanc de lait, on aperçoit souvent des portions de pattes de Mouches et autres parties dures non digérées ». Il existe bien dans les excréments des masses ovoïdes dures et foncées, visibles à l'œil nu, mais elles représentent, comme nous le verrons plus loin, les résidus de la digestion intestinale et ne se trouvent sous leur forme définitive que dans les segments postérieurs du tube digestif ; elles ne présentent d'ailleurs aucune des réactions de la chitine.

Si on examine les restes d'un Insecte sucé par une Araignée, on observe que d'une part aucune des parties molles n'y subsiste, que d'autre part toute la chitine (enveloppe externe, trachées, etc...) s'y retrouve. L'Araignée, animal suceur, est donc capable d'absorber des fragments de muscles, etc... Ce fait mérite une explication.

RABAUD (1921) observant des Epeires et des Lycoses qui viennent de capturer un Insecte, a noté que ces Araignées répandent sur leurs proies un liquide abondant avant de commencer leur repas. D'autres espèces, parmi

lesquelles les Thomises, semblent injecter le liquide à l'intérieur de la proie; je n'ai pu observer de dispositions anatomiques des glandes ou des appendices en rapport avec ce comportement particulier.

La sécrétion qu'utilise ainsi l'Araignée provient de ses glandes salivaires (glandes des maxilles, glandes de la lèvre supérieure, etc.). La salive se montre capable de désagréger, de réduire en bouillie toutes les parties molles du corps de la victime. En broyant des maxilles d'Araignée dans de l'eau distillée, BERTKAU a pu obtenir un extrait glandulaire capable de liquéfier complètement des muscles de Mouche en vingt-quatre heures.

PLATEAU et BERTKAU avaient antérieurement montré, ce que chacun peut vérifier facilement, qu'une proie enlevée à l'Araignée aussitôt après qu'elle vient de l'arroser de sa salive, et qui est alors intacte, montre au bout de six heures une liquéfaction totale des muscles qu'elle contient. L'action est rendue plus facile et plus rapide si, comme on le voit faire à certaines Araignées (*Argiopes*, *Epeires*) ⁽¹⁾, on triture et déchire l'Insecte pendant que la salive agit.

Quel que soit le procédé employé par l'Araignée, il faut de une demi-heure à cinq heures ou même davantage, selon les dimensions de la victime, pour que celle-ci soit vidée entièrement.

Il est facile de se rendre compte du trajet suivi par le bol alimentaire à travers le tube digestif, en faisant absorber à l'Araignée — appartenant de préférence à une espèce peu pigmentée, pour qu'elle soit suffisamment transparente — une Mouche préalablement injectée avec de la poudre de carmin. Cette expérience avait d'ailleurs déjà été imaginée par PLATEAU (1877). On voit alors le liquide nutritif passer

(1) Ce fait explique les différences d'aspect, sur lesquelles M. Rabaud a attiré mon attention, présentées par les restes d'une Mouche qui vient d'être dévorée selon que telle ou telle Araignée s'en est nourrie. Les Thomises vident l'animal complètement, mais laissent intact son aspect extérieur. Les *Epeires*, au contraire, réduisent le cadavre à un amas de fragments dissociés sans forme aucune.

dans l'œsophage, dans le pharynx, dans le jabot sans s'y arrêter, et envahir avec une très grande rapidité les diverticules intestinaux cephalothoraciques (figure X). Il parvient ensuite très vite dans les diverticules abdominaux, qui se



FIGURE X. — Cephalothorax de *Tegenaria domestica* montrant les diverticules de l'intestin moyen après absorption de poudre de carmin. (D'après PLATEAU, un peu modifié).

distendent plus ou moins suivant le volume de la proie, mais souvent de façon à augmenter notablement à l'œil nu le contour abdominal de l'Araignée, qui prend une forme globuleuse très prononcée.

Arrivée dans les diverticules, la bouillie alimentaire y séjourne pour y être absorbée, transformée, assimilée. Les modifications initiales sont dues aux cellules à ferments. C'est donc leur fonctionnement que je vais étudier tout d'abord.

Cellules à ferments.

La présence de matériaux alimentaires dans la lumière déclenche au bout d'un temps variable, mais relativement court (quelques heures), une activité particulière des cellules à ferments, dont les boules, déjà formées, achèvent d'abord de mûrir. Cette maturation se traduit histologiquement par le

passage d'un état homogène à un état grenu et par d'importantes modifications de leur colorabilité; elles cessent d'être fuchsinophiles, pour devenir indifférentes ou même légèrement basophiles. Puis elles se fondent en une seule masse, qui s'écoule au dehors. Elles se mélangent alors dans la lumière avec le liquide nutritif. Le temps de latence qui sépare le moment où les aliments pénètrent dans le diverticule et celui où les cellules à ferments évacuent leurs produits varie notablement avec l'état physiologique de l'Araignée (intervalle de temps écoulé depuis le dernier repas, ou depuis la dernière période de mue, degré de développement des produits génitaux, etc...), et sous l'influence de facteurs externes dont le plus important paraît être la température : un lot d'Epeires capturées par une très froide journée d'octobre, trouvées engourdies sur leurs toiles, n'ont présenté de réaction de leurs cellules à ferments que de 24 à 36 heures après l'ingestion d'une Mouche.

Après l'évacuation de ses enclaves, la cellule à ferments comble rapidement les vides formés par la sortie des boules et diminue de volume; elle cesse d'atteindre la lumière, et se ramasse en une figure triangulaire dont la base reste largement en contact avec le tissu interstitiel. Très vite la cellule reprend une activité sécrétoire; son noyau s'hypertrophie; à partir du nucléole se forment des enclaves acidophiles qui, lorsqu'elles ont atteint un certain volume, tombent dans le protoplasme et y demeurent, sans y subir de modifications apparentes, jusqu'à ce que l'occasion d'une nouvelle prise d'aliments vienne provoquer leur maturation, leur fonte et leur émission au dehors. Les images histologiques qui correspondent aux faits que je viens de décrire sont véritablement exceptionnelles par leur précision et leur beauté. Aucun autre objet n'a jamais fourni, à ma connaissance, de témoignages aussi frappants de la participation du noyau à la sécrétion. Je renvoie pour leur appréciation aux figures que j'en ai données. (Planche II, figure 1, 2 et 6.)

Le cycle que j'ai décrit est parfaitement net chez des animaux dont les repas présentent entre eux un intervalle

au moins égal à la durée d'une digestion. Lorsque cet intervalle est plus petit, comme il est de règle dans les conditions naturelles, il peut se faire que les cellules à ferments n'aient pas eu le temps de reconstituer leur charge totale d'enclaves quand arrive le nouveau bol alimentaire. La maturation des boules se fait alors isolément pour chacune d'elles et ne reproduit pas tout à fait les images fournies par les cellules dont les enclaves s'évacuent en masse : on voit successivement la jeune sphère tout récemment issue du noyau, et d'abord d'une coloration rouge éclatante (hémalun, fuchsine acide, jaune de Mars), passer au rouge piqué de brun, puis au jaune sale, puis enfin au gris jaunâtre (Planche II, figure 5); à ce moment elle se désagrège et est évacuée. Chaque sphère subit cette évolution de façon indépendante de ses voisines, si bien qu'on trouve dans une même cellule des enclaves appartenant à des stades différents. L'évacuation des boules, elle aussi, cesse d'être massive pour devenir fragmentaire (Planche II, figure 6); aussi les images de sortie sont-elles plus discrètes et assez difficiles à trouver.

Les phénomènes généraux que je viens de décrire sont remarquablement synchrones pour tous les éléments des diverticules qui reçoivent en même temps le liquide nutritif, exception faite des cellules jeunes ou de certaines cellules altérées.

La description du fonctionnement de la cellule à ferments m'était nécessaire pour exposer la conception que je me suis faite du rôle de cet élément. Ce rôle est d'ailleurs annoncé par le terme dont, après BERTKAU (1884), et surtout OETCKE (1912), je la désigne; mais j'espère avoir mieux justifié son nom que mes devanciers n'avaient pu le faire, et l'avoir rendu valable grâce aux arguments nouveaux suivants :

1° L'excrétion des boules et la mise en contact avec la masse alimentaire du liquide qui résulte de leur fonte est l'acte initial de la digestion intradiverticulaire. L'absorption par la cellule intestinale lui est toujours postérieure. Or on sait que l'action des ferments digestifs est en général précoce: elle est, en effet, le prélude nécessaire à l'absorption, les

dédouplements que les enzymes effectuent ayant pour résultat de remplacer de grosses molécules par des molécules de moindre taille dont le passage dans les cellules absorbantes est plus aisé. Je n'ignore pas qu'on a affirmé l'existence, chez certains Invertébrés, d'une absorption par phagocytose, ne nécessitant pas de travail préparatoire, mais il ne saurait être question chez l'Araignée d'aucun processus de ce genre.

2° L'évacuation des boules, phénomène précoce, est directement déclenché par l'arrivée d'aliments dans la lumière. On sait que c'est là le mécanisme qui détermine le plus généralement la sécrétion des ferments.

3° Les transformations de la bouillie alimentaire — et ici j'anticipe un peu — qui ont lieu à l'intérieur de la cellule absorbante supposent l'action préalable de ferments. Si ceux-ci ont pour origine l'élément absorbant lui-même, et ils y existent à l'état figuré, il faudrait évidemment les y déceler avant l'apparition des premières enclaves de déchet dans le protoplasme; or, pendant le court espace de temps qui sépare le moment de l'absorption de l'époque où la cellule contient les premières enclaves excrémentitielles on ne rencontre aucune figuration dont la filiation ne puisse s'établir à partir des matériaux absorbés. Il en résulte que si l'on tient à cette hypothèse d'une production des ferments à l'intérieur de la cellule absorbante, il faut admettre que ceux-ci demeurent constamment à l'état dissous. C'est là une supposition invérifiable et d'autant moins avantageuse qu'elle ne permet plus aucune interprétation vraisemblable du rôle de la cellule à ferments. En effet, celle-ci n'a pas d'autre fonction apparente que la fabrication et l'émission de ses grosses sphères albuminoïdes au cours de la digestion. Elle cesse d'excréter aussitôt après la fin du repas, et n'expulse plus ses boules que lors d'une nouvelle prise de nourriture;

4° On peut enfin considérer comme un argument indirect, d'ordre chimique, le fait de la nature protéique des boules. Car il est fréquent que les ferments digestifs aient pour substratum des enclaves albuminoïdes; et il est de règle,

comme il m'est arrivé sur cet objet, que les réactions pratiquées sur de tels supports ne révèlent rien d'autre que la nature chimique de ceux-ci et ne renseignent pas sur la composition des ferments qu'ils transportent.

Telles sont les raisons pour lesquelles la cellule à ferments mérite à mon avis le nom qu'elle porte. Sa fonction étant établie, il faudrait préciser le nombre et la nature des enzymes qu'elle déverse dans la lumière diverticulaire. C'est une question que l'histologie est impuissante à résoudre. Les boules, d'aspect homogène, paraissent toutes de même nature, mais l'on sait assez que ce fait ne constitue pas un argument contre l'existence de ferments multiples.

Les extraits de masse intestinale étudiés *in vitro* contiennent d'après KOBERT (1903) :

1° Un ferment décomposant les albuminoïdes (fibrine, débris musculaires, etc...).

2° Un ferment amylolytique très puissant. L'alimentation des Araignées est exclusivement animale; ce n'est donc pas à cause de son action sur l'amidon végétal que ce ferment est représenté ici, mais par suite de son pouvoir d'hydrolyser le glycogène contenu dans les liquides nutritifs.

3° L'existence d'un ferment stéatolytique a été discutée. Elle semble cependant prouvée par la facilité avec laquelle les extraits frais de masse diverticulaire émulsionnent les huiles et les transforment en acides gras et en glycérine.

Toutes les propriétés dédoublantes qui ont été reconnues aux extraits frais se retrouvent, quoique plus ou moins affaiblies, dans les extraits obtenus à partir d'Araignées desséchées.

Il me reste à indiquer, en terminant, les résultats des recherches que j'ai entreprises afin de déterminer les conditions d'alcalinité ou d'acidité dans lesquelles se produit la digestion, et plus particulièrement dans lesquelles agissent les ferments. La plupart des auteurs, et spécialement PLATEAU (1877), ont considéré le milieu « hépatique » comme acide d'après son action sur le tournesol. Mais étant donné qu'ils opéraient sur des « foies » dissociés, écrasés, leurs

résultats ne peuvent prétendre à renseigner sur le contenu des lumières, mais expriment seulement les propriétés plus ou moins acides de la totalité de la masse intestinale et interstitielle; cette masse comprend un complexe d'éléments absorbants, à ferments, interstitiels, malpighiens, que leur intrication extrême empêche absolument d'isoler les uns des autres.

C'est sur cette même masse, sur cette même bouillie diverticulaire que j'ai opéré tout d'abord, mais en utilisant, de préférence à un indicateur aussi insuffisant que le tournesol, la méthode colorimétrique de recherche du pH.

Je me suis servi des solutions indicatrices suivantes, recommandées par CLARKE, et d'ailleurs devenues classiques : bleu de bromophénol, rouge de méthyle, bromocrésol pourpre, bleu de bromothymol, rouge de phénol, rouge de crésol, bleu de thymol, qui m'ont été très obligeamment procurées par le Dr Vincent, chef de Laboratoire aux Etablissements Clin; je suis heureux de le remercier ici. Les résultats fournis par les divers virages se sont montrés sensiblement concordants.

Le pH de la bouillie diverticulaire oscille entre 6,4 et 7,2. Les différences spécifiques semblent jouer un rôle important dans la valeur du chiffre obtenu : ainsi, chez *Zilla Xnotata* Clerck, on obtient des chiffres compris entre 6,4 et 6,6; chez *Tegenaria domestica* Clerck ils sont légèrement supérieurs : 6,6 à 6,8; chez *Amaurobius similis* Blackwall, il dépassent en général 7.

Il existe aussi des variations en rapport avec l'état digestif, mais mes recherches ne m'ont pas encore permis de rien préciser à ce sujet. Les différences observées sont en général faibles; c'est ainsi que je n'en ai pas trouvé d'appréciables sur une série d'*Amaurobius* à jeun dont le jeûne avait duré de 7 à 17 jours.

J'aurais voulu ensuite et surtout étendre mes recherches au pH intracellulaire, et particulièrement à celui de la cellule à ferments. J'ai employé la technique recommandée par VLÈS, mais mes solutions indicatrices étaient trop peu colorées pour que sous une faible épaisseur les virages pussent être

appréciés. Ce sont donc là des points sur lesquels je compte revenir lorsque j'aurai à ma disposition des indicateurs plus concentrés.

Les chiffres que j'ai obtenus en recherchant le pH de la bouillie diverticulaire me permettent seulement de conclure, comme les auteurs précédents, à l'acidité globale de la masse intestino-interstitielle. Ce résultat, quoique imparfait, puisqu'il ne renseigne qu'en bloc sur des éléments disparates, n'est pas cependant absolument sans intérêt : il met en évidence des variations du pH qui peuvent être rattachées à des causes permanentes ou passagères bien définies (espèce, état digestif...)

Après avoir exposé ma conception personnelle du rôle de la cellule à ferments dans la digestion et de la nature des ferments qu'elle secrète, je vais maintenant relever quelques points particuliers des travaux de BERLESE (1899) et de OETCKE (1912) sur lesquels je me trouve en désaccord avec eux.

Pour BERLESE (1899), qui, on s'en souvient, n'admet qu'une seule catégorie de cellules intestinales, chargée de toutes les fonctions, les ferments proviennent du noyau de cette cellule : lorsque les matériaux digestifs sont formés en enclaves, il émet dans le protoplasme de fines gouttelettes basophiles « peptonisantes ».

Pour OETCKE (1912), les cellules à ferments sont bien seules responsables de la production des enzymes, mais un très petit nombre de leurs boules sont expulsées dans la lumière; toutes les autres pénètrent directement dans les cellules absorbantes, où on peut les reconnaître à leur aspect particulier.

Mes observations ne concordent avec aucune de ces manières de voir. L'erreur qui entache la description de OETCKE me paraît s'expliquer facilement par le fait que la seule méthode de coloration qu'il ait employée est l'Hématoxyline ferrique, van Gieson. Ce procédé peut colorer identiquement les boules à ferments et certaines jeunes enclaves alimentaires de même volume. OETCKE n'aurait jamais pu penser à identifier ces deux types d'images s'il s'était servi

de colorations complexes, et particulièrement de celles qui contiennent de la fuchsine, telles que HOLLANDE (1912) et moi en avons successivement donné des formules. De plus, l'identification qu'OETCKE a pu faire sur ses préparations à l'hématoxyline ferrique van Gieson ne peut s'appliquer qu'aux boules à ferments très jeunes, c'est-à-dire justement à celles qui ne sont pas encore prêtes à quitter l'élément et qui ne sauraient par conséquent être retrouvées dans la cellule absorbante.

Enfin, il me reste à objecter à OETCKE une vue théorique, qui ruine également la conception de BERLESE. D'après les manières de voir de ces deux auteurs, l'arrivée des ferments au contact des matériaux digestifs ne se produirait qu'une fois l'absorption terminée. Or, j'ai déjà insisté sur ce fait élémentaire que l'absorption n'est guère concevable sans un dédoublement préalable des énormes molécules alimentaires. C'est je crois un argument de très grand poids à opposer à leurs conceptions.

Cellule absorbante.

Le rôle de la cellule absorbante commence peu de temps après que la sécrétion des cellules à ferments s'est mêlée aux matériaux digestifs. Cette cellule, dont le pôle libre baigne largement dans le mélange, l'absorbe peu à peu et l'accumule dans le protoplasme apical, où il ne tarde pas à apparaître sous forme de sphères homogènes, claires, de taille variable. Les premières boules formées, repoussées par des boules nouvelles, gagnent progressivement la région centrale et sont le siège, durant cette migration, de transformations rapides, qui se manifestent par des changements de coloration. Alors qu'au moment de leur formation les boules alimentaires étaient gris ardoisé pâle (Hémalun, fuchsine acide, jaune métanil, vert lumière), elles deviennent jaunâtres, puis jaunes, par une suite de transitions insensibles (voir Planche II, figure 9, la série des boules observées; la plus récemment formée est située en haut). Pendant que les premières boules apparues subissent ces transformations, la cellule continue à absorber tant qu'il reste des matériaux alimentaires dans la lumière du diverticule, si bien qu'au

bout d'un certain temps, en général inférieur à 48 heures, elle se trouve complètement remplie d'enclaves. Après les modifications chromatiques, celles-ci subissent des remaniements plus profonds, deviennent granuleuses, plus foncées, bientôt brunâtres. A ce moment, elles se desagrégent pour former les mottes irrégulières dont j'ai parlé en traitant des enclaves de déchet. Leur aspect ne varie plus guère, à part des fragmentations ou des fusions possibles, jusqu'au moment où elles sont évacuées dans la lumière.

Il est remarquable de constater que les premières boules qui subissent des transformations sont toujours les plus proches du noyau. Je n'ai pu me rendre compte si ce rapport est le fait d'une influence particulière exercée par le noyau sur les enclaves voisines, ou si plus simplement celles-ci ne représentent pas les premières boules alimentaires formées, dont la précoce évolution s'expliquerait alors uniquement par leur âge relatif. La transformation des enclaves nutritives en mottes de plus en plus petites et de coloration de plus en plus foncée traduit leur concentration progressive en produits inassimilables. Les substances utiles libérées (acides aminés, sucres, etc...) passent de la cellule absorbante dans les autres éléments de l'organisme sans laisser de traces que les méthodes histologiques puissent révéler.

Pendant que cette série de transformations s'opère, il se forme dans le cytoplasme des enclaves graisseuses. Elles apparaissent très précocement, dès le début de l'absorption, quoique en quantité relativement faible. Mais leur nombre s'accroît, leur taille devient plus considérable et elles peuvent représenter, en volume, la moitié ou le tiers des enclaves présentes. Elles sont alors irrégulièrement semées dans le protoplasme (Planche IV, figure 29). Leur existence est fugace et brève dans la cellule intestinale, car au moment où les premières boules alimentaires prennent un caractère excrémentitiel leur nombre est déjà très réduit et on les rencontre exclusivement dans la région basale (Planche IV, figure 30). Avant que toutes les enclaves nutritives soient transformées en déchets, la graisse a complètement disparu de l'élément absorbant. (Planche IV, figure 31).

Lorsque la majorité des boules alimentaires est devenue granuleuse, la cellule parvient à une deuxième période de son évolution, caractérisée par l'apparition progressive, dans toute l'étendue du cytoplasme, de nombreux cristaux dont il est inutile de redire ici les types morphologiques très variés. Lorsqu'ils ont atteint leur nombre maximum, on les trouve soit disséminés, soit réunis dans la région apicale, affectant la même répartition que les mottes brunes. Ils finissent par représenter avec celles-ci les seules enclaves présentes dans la cellule absorbants, qui est à ce stade final très haute et fait une forte saillie dans la lumière. A ce moment, c'est-à-dire de six à dix jours après le repas, la digestion peut être considérée comme terminée. La cellule, malgré la présence d'abondants produits de déchet, peut être cependant capable d'absorber les matériaux frais qui se présenteraient. Cette éventualité est fréquemment réalisée dans la nature et explique que les cellules intestinales d'Araignées récemment capturées contiennent fréquemment des enclaves excrémentielles très évoluées en même temps que des boules alimentaires à peu près intactes.

Les produits de déchet s'éliminent de deux façons :

1° Ils s'accumulent dans la moitié apicale de l'élément absorbant; celle-ci se détache et tombe dans la lumière. Peut-être la formation d'une fine membrane transversale au point où se fera la section est-elle constante; je l'ai en tous cas souvent observée. Avant que la décapitation se produise, on observe fréquemment une division amitotique du noyau; l'un des noyaux fils semble se rendre régulièrement au pôle libre et être éliminé avec celui-ci. Un fait qui me confirme dans cette opinion est que, au début de l'absorption, le nombre des cellules binucléées est à peu près nul, qu'il augmente considérablement au moment où s'achève l'évolution des enclaves et qu'à cette période l'un des noyaux est presque toujours apical, — enfin que l'on trouve parmi les déchets contenus dans la lumière des noyaux bien reconnaissables.

2° Les déchets occupent la totalité de la cellule qui tombe

en entier dans la lumière et s'y désagrège. Dans le cas où, par suite de digestions subintrantes, des boules alimentaires fraîches se trouvent mêlées aux déchets, le sort de la cellule dépend en principe de la proportion relative des deux types d'enclaves : si les enclaves alimentaires sont rares, leur présence n'empêche pas la cellule d'être éliminée. On trouve donc dans la lumière des éléments contenant encore des produits utilisables. BERLESE (1899) avait pensé que ceux-ci continuaient à évoluer et étaient normalement repris par les cellules de l'intestin postdiverticulaire. A mon avis, au contraire, une fois la cellule détachée, tout son contenu est perdu pour l'organisme.

Si maintenant les enclaves alimentaires sont en majorité, la chute de la cellule est retardée jusqu'au moment où les matériaux nutritifs sont complètement transformés.

Les causes qui entraînent tantôt la décapitation, tantôt l'expulsion totale de la cellule sont assez difficiles à déterminer. Des observations que je ne puis rapporter ici en détail me font penser qu'une même cellule absorbante participe à plusieurs digestions successives; je suis donc tenté de croire que lorsqu'une cellule est totalement éliminée avec ses déchets c'est qu'elle est relativement âgée; ce mode final d'excrétion succède pour elle au mode par décapitation qu'elle a utilisé au cours de toutes ses digestions antérieures. Je crois exceptionnel qu'une cellule absorbante soit expulsée dès sa première digestion.

La durée de l'existence de cette cellule intestinale dépend peut-être non seulement du nombre des digestions auxquelles elle a participé, mais de l'intensité de l'effort qui lui est demandé au cours de celles-ci : après un repas très riche, après l'absorption d'une grosse proie, on voit en effet l'acte digestif se terminer par une expulsion notable, inhabituelle, de cellules absorbantes, d'ailleurs beaucoup plus remplies de déchets que dans les circonstances normales.

Le mécanisme de l'élimination fonctionne plus ou moins rapidement après que les enclaves de déchet se sont formées, de sorte qu'une dizaine de jours après le repas, par

exemple, on trouve les cellules tantôt bourrées de masses excrémentitielles, tantôt vides. Chez les individus en bon état et très actifs, l'expulsion rapide est la règle. Chez les autres, au contraire, et en particulier chez ceux qui ont à peu près atteint le terme de leur vie, l'élimination correspondant à la dernière digestion est fortement retardée, ou même n'a pas lieu. Une Araignée qui meurt de sénilité montre en général des éléments intestinaux bourrés de cristaux uriques et de mottes brunes. J'ai constaté ce fait sur les espèces les plus variées.

Régénération des éléments intestinaux; cellules basales.

Comment se rétablit l'intégrité de la paroi diverticulaire intestinale après l'expulsion des enclaves ?

En règle générale, la cellule à ferments se reconstitue pendant la digestion (cf. p. 43) et participe aux digestions suivantes. Cependant elle s'use, et a besoin d'être remplacée. Je n'ai jamais observé de divisions directes de cet élément. Les divisions indirectes ne me paraissent pas exister davantage. C'est donc ailleurs que dans la cellule elle-même qu'il faut chercher la source des éléments de remplacement. Trois origines sont théoriquement possibles : à partir des cellules basales — à partir de leucocytes immigrés — à partir des cellules interstitielles voisines.

Les cellules basales sont à éliminer, car elles diffèrent par tous leurs caractères nucléaires et cytoplasmiques des cellules à ferments; de plus, les formes de transition manquent totalement.

Les leucocytes ne semblent pas non plus devoir être retenus; car à aucun moment de la vie de l'Araignée on n'assiste à une immigration de quelque importance des globules sanguins dans la paroi intestinale.

Par contre, la cellule à ferments présente, au stade de protoplasme basophile pauvre en enclaves, une analogie remarquable avec la cellule interstitielle, portant sur la grande taille, la chromaticité très forte du noyau, la densité et la basophilie du protoplasme. En particulier, sur une

préparation d'Epeire diadème fixée au liquide de Flemming, qu'a bien voulu me communiquer le professeur Prenant, il est difficile de distinguer les deux types d'éléments les uns des autres; or, au stade que représente la pièce en question, on peut voir les cellules interstitielles perdre leur alignement en travées et s'enfoncer isolément, comme un coin, dans l'épithélium intestinal. Les éléments qui prennent cette position sont toujours pauvres en enclaves, et peuvent être considérés comme étant dans un état fonctionnel indifférent.

BERLESE (1899) avait soutenu avant moi l'origine interstitielle des éléments intestinaux. Mais d'une part, il croyait cette origine semblable pour toutes les cellules du diverticule, ce que je ne saurais admettre pour les cellules absorbantes; d'autre part, il décrivait tout autrement que moi le remplacement puisqu'il voyait un « noyau » interstitiel se mobiliser, traverser la *tunica propria*, venir s'insérer entre deux éléments intestinaux, s'y entourer de protoplasme et y élaborer des enclaves.

En ce qui concerne la cellule absorbante, la restauration est particulièrement importante, au moins quantitativement, à cause de son fonctionnement intense, et du type d'élimination particulièrement destructeur de cellules.

Lorsque c'est la décapitation qui termine l'acte digestif, la régénération se fait tout naturellement à partir du noyau demeuré dans la région basale, et on voit la cellule reprendre son activité très rapidement.

Lorsque la cellule s'élimine toute entière, elle doit être remplacée. Or on ne voit jamais de mitoses dans les cellules absorbantes; les amitoses qu'on y rencontre et qui se produisent toujours au moment de la plus intense activité fonctionnelle de l'élément ne peuvent être considérées comme destinées à la multiplication de celui-ci: en effet le processus de décapitation, qui atteint presque toujours les cellules où une amitose s'est produite, y présente cette particularité remarquable que le fragment expulsé est toujours nucléé; la division n'aboutit donc ici qu'à la conservation d'un élément intestinal déjà existant.

Il faut donc encore une fois chercher ailleurs l'origine des éléments neufs.

BERLESE (1899), qui avait étudié la question, avait cherché en vain des centres de régénération du tissu intestinal. Il s'efforça, sans succès, de retrouver chez les Araignées les nids de cellules jeunes qu'il avait découverts chez certains Acariens; c'est alors qu'il admit pour tous les types de cellules l'origine interstitielle dont j'ai parlé précédemment.

J'attribue au contraire aux cellules basales le rôle régénérateur des éléments absorbants. Cette attribution se justifie par les caractères cytologiques très particuliers qu'elles présentent :

c'est d'abord à l'état normal l'absence complète et frappante d'enclaves dans le cytoplasme; elle témoigne de l'indifférence et de la non-participation des cellules aux processus de la digestion.

c'est ensuite le fait que leur noyau est fréquemment en mitose; les divisions se produisent simultanément dans un nombre considérable d'éléments. Elles se distinguent des mitoses périodiques qui surviennent dans les autres tissus en ce qu'elles ne sont point comme ces dernières des mitoses de croissance, survenant à l'époque de la mue, mais des mitoses de régénération qui ont leur périodicité propre, subordonnée aux exigences du fonctionnement digestif.

On peut noter à propos de la fonction régénératrice des cellules basales que le noyau de celles-ci, faisant en cela exception à une disposition très générale chez l'Araignée, ne contient aucune sorte d'enclaves.

L'existence, dans certains cas favorables, de figures de transition nombreuses entre la cellule basale et la cellule absorbante achève de prouver le rapport génétique qui existe entre elles.

J'ai considéré jusqu'ici la cellule basale dans son fonctionnement normal. Que devient-elle lorsque des conditions physiologiques anormales, tel qu'un jeûne prolongé, lui sont imposées?

Les modifications qu'elle subit sont de deux ordres, fonctionnelles et morphologiques. C'est d'abord l'absence com-

plète de mitoses, quelque durée qu'atteigne l'inanition. Ce repos de l'élément régénérateur des cellules absorbantes coïncide, de façon très naturelle, avec une inactivité totale de celles-ci.

C'est ensuite un état pycnotique très marqué du noyau, qui est remplacé par une boule irrégulière, contractée et très colorable, de chromatine.

C'est, enfin, l'apparition dans le cytoplasme de cristaux que leurs réactions chimiques — je ne les rappellerai pas ici (cf. p. 69) — me font considérer comme de nature guaninique. On ne les observe jamais chez les animaux bien nourris; ils n'apparaissent que pour un jeûne assez accentué, et à une période qui correspond à peu près à l'épuisement total des réserves interstitielles.

A partir de ce moment, l'augmentation du nombre des enclaves cristallines est sensiblement proportionnel à la durée du jeûne : chez les espèces qui peuvent supporter pendant très longtemps une absence complète de nourriture (Thomises, par exemple) quelques jours avant la mort les cellules basales apparaissent à peu près remplies par les cristaux. Elles sont uniformément brillantes et relativement de grande taille.

Je considère l'apparition de la guanine comme le signe d'une activité morbide de l'élément. Le fait de l'élaboration, dans une cellule normalement consacrée à la multiplication, d'enclaves de nature excrémentitielle caractérisée trahit à mes yeux un état de grande souffrance physiologique de l'animal. Elle révèle aussi, semble-t-il, la facilité particulière que montrent les tissus des Araignées à fabriquer de la guanine toutes les fois que l'animal en est réduit à utiliser pour vivre sa propre substance. J'y reviendrai d'ailleurs plus loin.

INTESTIN POSTDIVERTICULAIRE

L'intestin postdiverticulaire, ou segment terminal de l'intestin moyen, est un canal s'étendant de la région diverticulaire au cloaque. Celui-ci appartient à l'intestin postérieur.

Sa limite supérieure est peu précise. En effet, c'est seulement progressivement et de façon irrégulière, variable même selon les espèces, que se ferme en avant le canal qui le constitue. Les carrefours où s'abouchent les dernières ramifications de l'intestin diverticulaire présentent des plages où les cellules cessent d'appartenir à plusieurs types, d'être hautes et saillantes, pour s'abaisser, se régulariser, s'uniformiser, pour adopter en un mot de plus en plus les caractères propres à l'épithélium du canal intestinal. Celui-ci se ferme enfin définitivement et montre alors sa structure typique. C'est elle que je vais décrire maintenant.

STRUCTURE.

Une membrane basale, doublée extérieurement par une mince couche de fibres musculaires striées, circulaires, supporte un épithélium. Celui-ci présente deux aspects différents selon la zone du canal considérée.

Dans sa moitié la plus antérieure l'intestin possède une paroi syncytiale régulièrement nucléée, limitant une lumière relativement large, ovale et parfaitement régulière. (Voir Planche III, figure 16.) Les noyaux occupent une situation médiane et ne présentent aucune structure particulière. Le protoplasme est dense et ne contient pas d'enclaves. Tout au plus y voit-on quelques vacuoles pâles. Une bordure de cils très courts, colorable par le vert lumière et munie de corpuscules basaux ordinairement bien visibles, revêt le bord libre de la paroi.

Dans la zone terminale précloacale de l'intestin postérieur la paroi épithéliale apparaît très modifiée, formée qu'elle est de cellules hautes de taille inégale donnant à la lumière plus ou moins régulièrement étoilée un calibre relativement très étroit. (Cf figure XI.) Les noyaux sont basaux, mais mal alignés, de chromaticité variable ; le protoplasme, plus ou moins dense suivant les pièces, ne contient aucune enclave, mais présente à la fois les mêmes vacuoles et la même bordure de cils que dans le segment précédent.

PHYSIOLOGIE

On peut attribuer à l'intestin postdiverticulaire les fonctions suivantes :

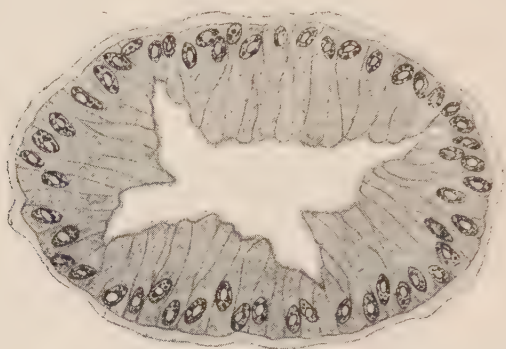


FIGURE XI. — Intestin post-diverticulaire ; segment précloacal. $\times 300$. *Epeira cucurbitina*.

1° Une fonction mécanique grâce à laquelle les produits de déchet refoulés par l'action de la couche musculaire, progressent vers le cloaque. En même temps, la contraction des fibres détermine un tassement et une fragmentation des matières qui les répartit en masses ovoïdes distinctes;

2° Une fonction de sécrétion. Elle est incontestable en ce qui concerne la formation autour des masses excrémentitielles d'une membrane basophile de nature chimique d'ailleurs mal précisée. Cette sécrétion ne donne lieu à aucune image intracellulaire, mais se manifeste par la présence, le long de la bordure ciliée, de fines gouttelettes qui se fusionnent à la surface des excréments en une couche continue.

Au cours de leur passage dans l'intestin postdiverticulaire les excreta sont le siège de transformations profondes : la désagrégation s'achève et aboutit en premier lieu à la réduction de leur volume total; les enclaves apparaissent plus rapprochées, plus tassées les unes contre les autres ; les plus grosses d'entre elles se fragmentent. En second lieu, on voit les types précédemment distingués s'uniformiser et subir progressivement une transformation mélanique. Cette trans-

formation fait disparaître leur forme et leur coloration propre; il ne reste bientôt plus dans la masse fécale qu'un semis irrégulier de petits fragments qui s'agglomèrent en une masse dure et foncée.

La transformation étant progressive, elle est d'autant plus accentuée que les déchets sont plus longtemps conservés dans l'intestin postdiverticulaire ou dans le cloaque.

La mélanisation est responsable de la coloration noirâtre plus ou moins foncée qui caractérise la masse stercorale prête à être évacuée au dehors.

On peut se demander si ces modifications ne sont pas l'œuvre de produits solubles émis par l'épithélium postdiverticulaire, ou si les masses fécales contiennent en elles-mêmes la cause des transformations qu'elles continuent à subir.

Je penche pour cette dernière hypothèse, car les modifications qu'on observe ont lieu aussi vite et aussi bien, que les masses stercorales soient contenues dans l'intestin ou qu'elles soient renfermées dans le cloaque. C'est même le plus souvent dans la poche cloacale qu'ont lieu les ultimes transformations; or il est évident que celle-ci, de par sa structure, ne peut avoir aucun rôle sécrétoire commun avec l'intestin postdiverticulaire. Il est d'ailleurs curieux de constater que le temps passé par les déchets dans le canal intestinal est essentiellement variable avec les conditions de l'alimentation. Lorsque deux repas se suivent de très près les déchets résultant du premier peuvent traverser si vite l'intestin postdiverticulaire qu'ils arrivent dans le cloaque contenant encore des fragments presque intacts de cellules absorbantes décapitées.

BERLESE (1899) avait attribué à l'épithélium canaliculaire le pouvoir d'absorber les produits encore assimilables existant dans la masse alimentaire résiduelle. La présence de cils très courts comparables à une bordure en brosse peut sembler un argument en faveur de cette conception. Mais le fait de la sécrétion d'une membrane autour des déchets m'encourage à penser qu'ils ne contiennent plus rien d'utilisable — et l'absence de toute image cytologique pouvant être interprétée dans le sens d'une absorption ne m'incite guère à adopter

le point de vue de l'auteur Italien. Je tiens à signaler cependant que chez certains Insectes (Diptères Nematocères, larves de *Ptychoptera contaminata*), van GERUCHTEN a décrit la formation d'une membrane qui entourerait les aliments avant toute digestion et qui devrait par conséquent être traversée successivement et en sens inverse par les ferments digestifs et par les produits assimilables.

Après avoir parcouru l'intestin postdiverticulaire les matières fécales parviennent dans le cloaque et s'y trouvent mêlées au liquide chargé de cristaux de guanine déversé par les tubes de Malpighi. C'est donc une masse semi-liquide complexe que les Araignées expulsent au dehors. On y reconnaît à l'œil nu la guanine, blanche et brillante, enrobant les excréments ovalaires, durs et foncés.

L'évacuation se produit à intervalles réguliers. Fait remarquable, son déclenchement ne paraît aucunement en rapport avec l'état de réplétion du cloaque : en choisissant de jeunes Araignées d'une grande résistance au jeûne, telles que les Thomises, et en les maintenant sans aliments dans un tube de verre, on n'assiste, pendant toute la durée d'une expérience qui peut se prolonger au delà de quatre mois, à aucune évacuation. Or, pendant tout ce temps, les tubes de Malpighi n'ont pas cessé d'excréter de la guanine, de sorte qu'à l'autopsie le cloaque et les tubes de Malpighi de gros calibre sont distendus au maximum par une masse véritablement énorme de cristaux qui peut occuper sur les coupes la moitié de la surface totale de l'abdomen. La prise de nourriture représente probablement, ainsi que cette expérience le démontre indirectement, et ainsi que l'observation directe sur des animaux en liberté m'en a convaincu, un des excitants qui met en jeu le réflexe de l'évacuation cloacale. Elle agit sans doute en comprimant le cloaque par l'intermédiaire des diverticules intestinaux que les aliments distendent fortement. En somme, contrairement à ce qui se passe ailleurs, la paroi cloacale se montrerait sensible à une pression exercée sur elle de dehors en dedans, et non à la pression qu'exercent les excréta, de dedans en dehors.

J'ai pu observer en outre sur les Araignées en liberté

que l'évacuation cloacale est très fréquemment déclenchée par les « émotions », la frayeur par exemple.

Après avoir achevé de décrire le trajet que suivent les aliments et les déchets dans le tube digestif, je voudrais dire quelques mots d'un parasite végétal, qui n'a jamais été signalé à ma connaissance, et qui se rencontre de façon tout à fait courante dans les lumières diverticulaires, thoraciques ou abdominales, de *Tegenaria domestica* Clerck, et de *Teulana triangulosa* Walck. Je ne l'ai du reste jamais observé ailleurs que dans ces deux espèces, toutes deux hôtes de nos maisons. Chez la Tégénaire, on trouve, suivant les gîtes, de 1 animal sur 4 à 1 animal sur 10 parasités. Il ne s'agit pas d'une épidémie strictement locale, car les Araignées capturées dans des quartiers de Paris très éloignés de celui où j'avais ramassé mes premiers sujets contaminés se sont montrées également infectées. Cependant, dans un lieu donné (caves de la Faculté de Médecine par exemple) selon les points explorés, les proportions des individus atteints peut varier du simple au quintuple.

Le parasite se rencontre le plus souvent sous forme de spores très nombreuses, réparties dans les lumières intestinales et ne pénétrant jamais dans les cellules de la paroi. Ces spores, allongées en fuseau, ont 10 à 12 μ de long; chacune d'elles contient plusieurs enclaves graisseuses. (Planche IV, figure 27.)

Chez une Tégénaire préalablement nourrie avec des proies artificiellement enrichies en fer j'ai eu la surprise de constater que les spores contenaient une quantité appréciable de métal, sous forme de granules petits, très colorables par la méthode au bleu de Prusse, toujours négative sur les parasites d'animaux normaux.

Dans quelque cas, en plus des spores, j'ai rencontré des amas de filaments mycéliens occupant eux aussi les lumières diverticulaires.

M. le Professeur Guilliermond a eu l'extrême obligeance — je tiens à l'en remercier à nouveau ici — de bien vouloir examiner les préparations que je lui soumettais. Il a pensé

qu'il s'agissait d'une Mucorinée. Pour préciser cette diagnose, j'ai essayé à deux reprises d'obtenir des cultures du parasite. Jusqu'à présent mes efforts dans ce sens n'ont pas abouti.

Si la moisissure que je signale n'avait pas encore été mentionnée chez les Aranéides, des exemples de parasites analogues existent dans des groupes voisins. C'est ainsi que l'on a décrit des spores de Myxomicètes chez *Trombidium fuliginosum*, ainsi que des spores de Mucorinées et d'Urédinées chez *Rhyncholophus phalangioides*. Mais il s'agissait, dans ce dernier cas, de parasites endocellulaires.

Les spores trouvées chez *Tegenaria domestica* Clerk et chez *Teutana triangulosa* Walck peuvent être rencontrées chez des exemplaires très jeunes. Leur présence paraît compatible avec un fonctionnement digestif parfait ; on les voit d'ailleurs souvent mêlées aux matériaux alimentaires ou aux substances de déchet. Cependant elles n'accompagnent jamais ces dernières jusqu'au cloaque, qui reste constamment indemne de parasites. Sans doute faut-il à ceux-ci pour se développer des conditions de milieu qu'ils ne rencontrent que dans le diverticule intestinal.

EXCRÉTION

GÉNÉRALITÉS

La fonction excrétrice a été très peu étudiée chez les Ara-néides. A cette importante question, PLATEAU (1877), BERTKAU (1884 et 1885), BERNARD (1893), BERLESE (1899), OETCKE (1912) n'ont incidemment consacré que quelques lignes au cours de travaux sur la digestion, dont nous avons parlé au chapitre précédent. VENEZIANI (1904), le seul auteur qui ait pris le tube de Malpighi comme objet principal d'une étude morphologique et physiologique détaillée, n'y traite guère que de celui des Insectes. Enfin, pour avoir fait la bibliographie complète de ce vaste sujet, il suffit d'indiquer la partie des mémoires généraux de KOWALEWSKY (1889 et 1892) et surtout de BRUNTZ (1904) consacrée aux néphrocytes des Arthropodes, et une publication de FAUSSEK (1909) sur les « dépôts de guanine des Araignées ». Il serait sans intérêt de présenter dans une introduction historique les données sommaires et disparates contenues dans ces travaux. Je les analyserai au fur et à mesure que l'exposé de mes recherches personnelles m'y conduira.

On sait (BURIAN (1913) et d'autres) que les Trachéales sont remarquables par la diversité de leurs émonctoires et l'importance des tissus qui en dépendent.

Chez les Araignées on doit considérer comme excré-teurs : les tubes de Malpighi, le cloaque, les cellules à guanine des diverticules intestinaux superficiels, les cellules athrocytaires ou néphrocytes du cephalothorax, et accessoi-

rement le tissu interstitiel. Il faudrait pour être complet mentionner ici les glandes coxales. Mais je ne m'en occuperai pas dans ce travail, car elles sont rudimentaires ou absentes chez la plupart des Araignées; seules en possèdent les Tétrapneumones. J'ai parcouru et j'ai indiqué dans ma bibliographie les quelques articles qui concernent ces glandes, quoiqu'aucun d'entre eux n'ait été conçu d'un point de vue cytologique.

Les reins labiaux observés chez les Apterygotes (Thysanoures, Collembolés, etc.) et chez certains Diplopodes n'existent pas chez les Aranéides. On ne rencontre pas non plus chez ces derniers d'excrétion leucocytaire; il y a là une absence d'autant plus remarquable que ce mode d'excrétion est en général important chez les Invertébrés.

J'étudierai successivement : les tubes de Malpighi, le cloaque, les cellules à guanine, les athrocytes du céphalothorax. Le rôle excréteur du tissu interstitiel sera examiné dans le chapitre suivant, consacré à l'ensemble des fonctions de ce tissu.

TUBES DE MALPIGHI

Les tubes de Malpighi sont des organes pairs, propres aux Trachéates. Les Protrachéates même n'en ont pas et présentent des organes segmentaires analogues à ceux des Annélides. Les tubes sont d'ailleurs très variables anatomiquement dans les divers groupes qui en possèdent, et leur seul caractère morphologique constant est de s'aboucher dans le cloaque. Mais leur rôle physiologique est dans tous les cas comparable.

Les tubes de Malpighi des Aranéides diffèrent notablement par leur origine embryologique et par leur disposition de ceux des Insectes. Chez ces derniers, ce sont des formations proctodéales dérivées de l'intestin terminal, d'origine ectodermique par conséquent; ils sont simples ou ramifiés et leurs branches sont d'autant plus nombreuses qu'elles sont moins longues ou inversement; elles sont souvent libres dans

la cavité générale. Leur nombre, presque toujours supérieur à quatre, atteint la centaine dans certains groupes (Hyménoptères, Orthoptères) et n'offre aucune constance à l'intérieur de ceux-ci. Leurs caractères cytologiques, sur lesquels je ne veux pas insister, pourraient servir aussi à les distinguer des tubes de Malpighi des Aranéides.

Ces derniers sont d'origine entodermique, tout au moins d'après l'opinion classique; leur nombre à la fois restreint et plus constant est toujours soit deux, soit quatre. Ils ne sont jamais libres dans la cavité générale, mais noyés dans le tissu interstitiel, dont une mince couche au moins les isole de toute autre formation.

Fait digne de remarque, et qui les oppose à presque tous les autres organes excréteurs, ils ne sont par aucun de leurs segments en rapport direct avec le liquide sanguin.

DESCRIPTION ANATOMIQUE.

Les tubes de Malpighi, organes pairs et à peu près symétriques, forment à l'intérieur de la masse digestive abdominale des systèmes arborescents de canaux très ramifiés dont chacun aboutit à un collecteur unique qui s'ouvre le plus souvent dans le cloaque. J'aurai donc à considérer successivement l'abouchement, les ramifications et les terminaisons en cul-de-sac de ces tubes. Si j'étudie d'abord l'abouchement, c'est qu'il représente le point où s'est formé le bourgeon intestinal dont la croissance a donné naissance à l'appareil malpighien.

L'orifice du tube de Malpighi ne peut guère donner lieu qu'à des considérations d'anatomie comparée; sa structure cytologique ne diffère ni de celle du cloaque, ni de celle des tubes de gros calibre qui lui font suite. Seul mérite d'être mentionné l'aplatissement de la paroi et de la lumière dans la région où le tube, d'aspect rubané, s'applique étroitement contre le cloaque avant de se fusionner avec lui. L'abouchement, oblique, ménage quelquefois un éperon assez fort, mais non muni de muscles, et qui n'a pas la signification d'une valvule.

Dans quelques cas exceptionnels, dont l'interprétation est du ressort de l'anatomie, les tubes de Malpighi ne débouchent pas dans le cloaque, mais dans la région tout à fait postérieure de l'intestin moyen, un peu en avant du point où celui-ci aboutit à la poche cloacale.

Le canal unique qui fait suite à l'abouchement cloacal se ramifie très vite par un mode irrégulièrement dichotomique; dans quelques cas, le tube simple, ou le tube double qui lui succède, présente un trajet assez long, rectiligne, aux côtés de l'intestin postdiverticulaire sans présenter de branches latérales. Mais il se ramifie toujours abondamment par la suite et ses rameaux affectent une disposition plus ou moins rayonnante, qui fait que la plupart des terminaisons se trouvent au contact de la surface de la masse abdominale. A partir d'un certain degré d'éloignement la symétrie des rameaux disparaît, au moins pour les branches de troisième ou de quatrième ordre.

Le calibre des branches décroît lentement à mesure que l'on s'éloigne du point d'abouchement. Il en résulte donc que les tubes les plus étroits sont en même temps les plus superficiels. Le rétrécissement de la lumière, quoique progressif, n'est pas absolument régulier. D'ailleurs, en outre de cette diminution de calibre générale et permanente, le tube accuse des variations de diamètre fonctionnelles et temporaires, dont la succession lui donne un aspect moniliforme. L'étude de coupes longitudinales montre que les renflements correspondent à un élargissement de la lumière et ne s'accompagnent d'aucun épaissement de la paroi. L'irrégularité de leur diamètre rend parfois les tubes difficiles à suivre dans la série des coupes transversales. Elle correspond, comme je le dirai plus loin, à la fixation d'ondes de contraction de la paroi qui ont pour objet de faire progresser le contenu du tube vers le cloaque.

Les terminaisons périphériques des tubes malpighiens n'avaient jamais été encore observées. LEYDIG (1855) avait décrit de façon fantaisiste un réseau anastomotique terminal qui réunissait entre eux les derniers rameaux malpighiens.

BERTKAU (1884) n'avait pu se prononcer sur la question des terminaisons. Celles-ci sont d'ailleurs difficiles à voir sur les coupes à cause de leur faible taille et de l'irrégularité de leur orientation. C'est à la méthode des dissociations que je dois d'avoir pu observer des images nombreuses et nettes de culs-de-sacs terminaux : on peut obtenir des fragments entiers de l'arbre malpighien en agitant fortement dans un liquide une portion de la masse abdominale, dont les autres composants (glandes séricigènes, intestin, tissu interstitiel, etc...) sont facilement séparés ou désagrégés par ce traitement mécanique. Il reste au fond du tube une masse malpighienne filamenteuse qui s'étale facilement sur lame et qui peut y être colorée.

La terminaison malpighienne est représentée par un cul-de-sac légèrement renflé, le plus souvent simple, quelquefois double, et qui représente à la fois la limite actuelle du tube et son point d'accroissement. C'est là, en effet, qu'on assiste pendant la période préparatoire de la mue à une prolifération active, qui assure l'allongement du rameau. Chez les Araignées la croissance des tubes subit des renforcements périodiques : cette activité temporaire est synchrone de l'activité mitotique intense que l'on observe au niveau de la plupart des organes, des glandes séricigènes, de l'oviducte, etc... Les tubes terminaux ne se contentent pas de s'allonger, ils se ramifient comme le montre l'apparition sur une face latérale d'un bourgeon dont la structure reproduit celle du cul-de-sac terminal. Cette structure l'oppose — et ici j'anticipe un peu — au corps du tube : en effet, le syncytium y est absolument dépourvu d'enclaves et de cils — les noyaux, nombreux, y sont jeunes, gonflés, assez clairs — autant de caractères qui prouvent l'inactivité fonctionnelle des culs-de-sacs.

LE TUBE DE MALPIGHI — HISTOLOGIE DESCRIPTIVE.

A. *Lumière et son contenu.*

Un tube de Malpighi se compose d'une paroi nucléée, syncytiale, qui limite une lumière toujours réelle. Celle-ci,

très inégalement large (de 5 à 100 μ) suivant les régions et l'état fonctionnel du tube envisagé, est toujours plus ou moins arrondie ou ovalaire; chez quelques espèces cependant (Pholcides) elle se montre souvent étoilée.

Son contenu est d'abondance et de qualité variables. Il se compose d'un certain nombre de produits qui peuvent dans certains cas être présents simultanément, et dont les proportions relatives diffèrent suivant la zone examinée. Ces produits sont représentés par :

1° Un liquide, dont l'existence est affirmée par la consistance des excréta des Araignées. Sa nature chimique m'est totalement inconnue. Sa faible quantité, l'impossibilité de le conserver sur coupes ou de l'extraire des tubes le rendent à peu près inanalysable ; mais je lui ai trouvé constamment une réaction acide. Celle-ci se manifeste par exemple par la teinte rose vif que prend le rouge neutre à son contact, ainsi que par les chiffres obtenus dans la recherche du pH sur les excréta malpighiens : les cristaux de guanine (base purique) qu'ils contiennent ne sauraient être rendus responsables de la réaction acide : celle-ci concerne donc évidemment le liquide qui les tient en suspension.

2° Des corpuscules basophiles à affinité particulière pour l'hémalum, de forme variable, tantôt arrondis, tantôt grumeleux, toujours de petite taille. Ils s'observent à peu près exclusivement dans les tubes de faible calibre.

3° Des débris cellulaires informes, sans dimensions précises et qui, lorsqu'ils sont petits, sont difficiles à distinguer des corps précédents.

4° Des cristaux incolores et transparents, dont la plus grande dimension oscille entre 1 et 3 μ . A ces variations de taille correspondent des variations de forme, les gros cristaux se rapprochant plus que les petits de la forme cubique.

Des cristaux de taille différente peuvent coexister dans un même segment, mais les petits dominent toujours dans les tubes de grand diamètre. Les plus grands sont encore de

taille trop réduite pour qu'on puisse déterminer le système auquel ils appartiennent.

Ces cristaux sont connus depuis longtemps, mais leur nature chimique était encore douteuse et discutée, puisque les auteurs qui les avaient étudiés les considéraient comme formés soit de sels de chaux — soit de guanine — soit d'urate de soude (GRIFFITHS et JOHNSTON (1889). Toutes les réactions chimiques que j'ai pratiquées montrent que ces cristaux sont formés de guanine ou tout au moins d'un composé de guanine. En effet :

— ils sont insolubles dans l'alcool, l'éther, le xylol, le chloroforme, l'acétone, la glycérine, etc.

— ils sont très solubles dans toutes les bases, sauf dans l'ammoniaque : ils ne sont donc pas formés de xanthine, que l'ammoniaque dissout facilement.

— ils sont très solubles dans tous les acides minéraux, mais insolubles dans les acides formique, lactique, citrique, picrique, et dans l'acide acétique non concentré.

— ils sont insolubles dans l'hydrate de pipérazine : cette insolubilité permet d'éliminer l'acide urique et la plupart des autres bases puriques.

Je n'ai pu pratiquer sur les coupes les réactions caractéristiques de la guanine par suite de la trop faible quantité de cristaux présents, et de la brutalité de ces réactions. Par contre, sur des excréments d'Araignées, choisis parmi les plus riches en produits d'origine malpighienne, — composition facile à vérifier par un examen sommaire à faible grossissement — j'ai pratiqué avec succès la réaction de la murexide, obtenant, après dissolution par l'acide nitrique et évaporation à sec jusqu'à oxydation convenable, une belle coloration rouge par la soude ou la potasse, une coloration jaunâtre par l'ammoniaque. D'autre part, en traitant des excréments par l'acide chlorhydrique au 1/10^e, j'ai obtenu après évaporation les cristaux allongés caractéristiques du chlorhydrate de guanine.

On rencontre parfois dans la lumière des tubes, et particulièrement dans leur région subterminale, de grosses

concrétions de 5 à 8 μ de diamètre, qui obstruent complètement le conduit. Ces formations sont rares et ne font pas partie du cycle normal des enclaves cristallines. Je les considère comme pathologiques, réalisant chez l'Araignée une sorte de lithiase malpighienne.

B. *Protoplasme.*

La paroi malpighienne proprement dite, qui repose sur une basale, est toujours syncytiale. Quels que soient l'état fonctionnel du tube, la région considérée, l'espèce choisie, je n'ai jamais rencontré d'exception à cette règle très générale.

Le protoplasme est toujours dense et granuleux. Il constitue un anneau dont l'épaisseur varie entre 8 μ et 1 μ . Cette dernière n'est jamais réalisée que lorsque la distension, conséquence de la réplétion, amincit fortement la paroi du tube.

Son bord interne présente parfois de fins cils ou poils (non munis de corpuscules basaux), si longs qu'ils ne ménagent entre eux au centre de la lumière qu'un pertuis insignifiant. Leur présence coïncide de façon tout à fait générale avec la vacuité des tubes et avec le faible développement des enclaves protoplasmiques et nucléaires. Au risque d'anticiper sur la partie physiologique de mon étude, je dis dès maintenant que ces derniers caractères traduisent l'état de repos du tube de Malpighi. (Planche III, figure 16.)

Le cytoplasme peut contenir :

— des mitochondries presque toujours situées dans la zone infranucléaire du protoplasme. Quelquefois ce sont des chondriocentes qui donnent alors à la partie basale de la paroi un aspect régulièrement strié. Le chondriome ne présente aucune variation qui puisse être interprétée comme fonctionnelle.

— des vacuoles fréquentes, toujours de petite taille, à peu près exclusivement disposées entre le noyau et le bord libre et pouvant n'être séparées de celui-ci que par une pellicule protoplasmique convexe extrêmement mince. Je n'ai pu obte-

nir au niveau de ces vacuoles aucune réaction capable de m'éclairer autrement que négativement sur la nature chimique de leur contenu.

— des enclaves basophiles (Planche III, figure 19); elles sont arrondies, de taille médiocre, occupent la même situation supranucléaire que les vacuoles et ne s'observent guère que dans les tubes de petit calibre. Elles leur donnent, lorsqu'elles sont abondantes, un aspect tacheté, moucheté, tout à fait particulier. Leur origine ne m'est pas connue. J'ai essayé en vain d'établir leur filiation mitochondriale. Je suppose, sans pouvoir en être sûr, par suite de l'absence d'images entraînant la conviction, que le noyau n'est pas étranger à leur formation.

— des enclaves d'origine nucléaire ou formées dans le protoplasme autour du noyau, et que je vais étudier avec ce dernier.

C. Noyau.

Il est toujours ovalaire, et son grand axe est toujours orienté suivant la courbure du tube. Il ne présente jamais de mitoses, mais on peut y observer des figures d'amitose d'une netteté remarquable. La situation, la taille, la colorabilité des noyaux, les enclaves qu'ils peuvent contenir, déterminent des aspects extrêmement variés dont la diversité est en partie liée à l'espèce zoologique. Aussi me vois-je conduit pour les décrire, à envisager successivement les images qu'on observe chez quatre genres, choisis comme les plus représentatifs. Ce sont *Epeira* (*Araneus*), *Micrommata*, *Tegenaria*, *Holocnemus*.

1° Chez l'Epeire, à partir d'un noyau qu'on peut dire au repos, on voit se réaliser les transformations suivantes : le noyau, fortement chromatique, basal, ne présentant pas d'enclaves, contient un petit nucléole nucléinien. (A ce moment, on observe constamment des cils nombreux en bordure du protoplasme.) Le nucléole se transforme, devient acidophile et grossit. (Planche III, figure 17.) Il se montre réfringent, et sa taille continuant à croître, il finit par remplir complètement et par dilater le noyau, dont au stade extrême

la chromatine n'est plus représentée que par une mince couronne de grains entourant une enclave de volume considérable (4 à 8 μ). Au cours de cette croissance et pendant que le protoplasme perd ses cils, le noyau se rapproche de la lumière, dans laquelle il fait bientôt fortement saillie. Il y évacue finalement par déhiscence son énorme enclave (Planche III, figure 18) et regagne, sous forme d'un croissant de chromatine, la région basale du tube, où il se reconstitue. Quant à l'enclave libérée, elle prend l'aspect cristallin; elle se transforme d'abord en un gros cristal incolore de même taille qu'elle-même; celui-ci se réduit ensuite en un certain nombre de cristaux plus petits, qui cheminent dans le tube vers le cloaque et prennent progressivement l'aspect de ceux qui y sont déjà contenus, prêts à être excrétés.

2° Chez *Micrommata*, dans le noyau chromophile et basal représentant le stade initial, on voit le nucléole nucléinien grossir peu à peu (2 μ), devenir fortement fuchsinophile comme le montre la quadruple coloration Hémalun, fuchsine acide, jaune Metanil, vert lumière, puis passer du noyau dans le cytoplasme. (Planche III, figure 20.) Sa fuchsinophilie s'atténue, à la perte de sa colorabilité correspond l'acquisition progressive d'une coloration propre : la sphérule, qui a passé par une teinte rouge brunâtre de plus en plus pâle, devient et reste brun jaunâtre, à centre plus clair; puis elle tombe dans la lumière du tube. Celui-ci est à ce moment totalement dépourvu de cils. Aussitôt libérée, l'enclave se transforme en cristaux, qui subissent une évolution analogue à celle que je viens de décrire chez l'Epeire.

3° Chez *Tegenaria*, les phénomènes sont différents; le noyau, basal, fortement colorable, émet à un moment donné dans le protoplasme des corpuscules chromatiques bien mis en évidence par une coloration au bleu polychrome de Unna (Planche III, figure 21). Ces corpuscules, tous sensiblement égaux dans une pièce donnée, varient cependant de taille d'un animal à l'autre; quelquefois extrêmement fins, presque imperceptibles, ils sont d'autres fois très facilement visibles, dépassant 0,25 μ . A la suite de l'émission, de durée et d'im-

portance variables, on constate un affaiblissement corrélatif de la chromaticité du noyau. Les corpuscules tombés dans le cytoplasme grossissent, perdent leur basophilie et se transforment en corps arrondis, bien délimités, qui présentent comme précédemment une coloration propre jaunâtre à centre plus clair ; ils se rapprochent de la lumière, dont la bordure perd peu à peu ses cils, et finissent par y tomber ; ils s'y transforment alors, comme dans les cas déjà décrits, en cristaux incolores.

4° Chez *Holœcnemus*, enfin, qui s'éloigne beaucoup des types précédents, aucun corps figuré ne témoigne de l'activité du noyau : celui-ci ne m'a jamais montré (sur les trois exemplaires que j'ai pu examiner) ni formation d'enclaves à partir de son nucléole, ni figures d'émission chromatique dans le cytoplasme. L'action du noyau, pour cachée qu'elle soit, est cependant certaine : c'est à son contact immédiat, surtout le long de son bord le plus rapproché de la lumière, qu'on voit apparaître dans le protoplasme de petites granulations fuchsinophiles qui grossissent et forment bientôt au-dessus de lui un amas mûriforme. (Planche III, figure 22.) Cet amas est assez important pour déformer le bord libre du protoplasme et le faire bomber dans la lumière. J'ai pu suivre jusqu'à la transformation en boules jaunâtres à centre clair l'évolution des enclaves fuchsinophiles. Bien que je n'aie pu récolter un matériel suffisant pour étudier les stades ultérieurs, je suppose, par une comparaison bien légitime me semble-t-il, que les boules jaunâtres, identiques aux précédentes, se transforment comme celles-ci en enclaves cristallines ; je le crois d'autant plus que la lumière contient, ici comme ailleurs, des cristaux incolores caractéristiques.

J'indique en terminant — et c'est une remarque qui s'applique à toutes les espèces, mêmes à celles que, pour simplifier mon exposé je n'ai pas étudiées ici — que dans une pièce donnée tous les tubes de Malpighi de même calibre fournissent des images très comparables ; le synchronisme des transformations peut être considéré comme très général. Les gros tubes se distinguent seuls de l'ensemble de l'arbre

malpighien par une activité moins grande dans la fabrication des enclaves nucléaires.

Après avoir décrit les processus élaborateurs d'enclaves très différents mais qui aboutissent tous à la formation de boules morphologiquement identiques, jaunâtres à centre plus clair, je voudrais insister sur quelques caractères importants et communs de celles-ci.

J'ai déjà dit que dans tous les cas elles se transforment en cristaux de guanine; on peut donc les appeler préguaniniques. Elles se montrent partout également résistantes aux agents chimiques, et en particulier ne sont pas dissoutes par les acides et les bases étendus. Cette propriété suffit à les différencier tout à fait des cristaux qui leur succèdent et qui se montrent très sensibles à cette action. Il se produit au moment où l'enclave préguaninique est libérée, qui est aussi le moment où elle devient cristalline, une brusque et profonde modification de ses propriétés chimiques.

Le changement d'état physique dont je viens de parler peut être rapproché de celui qu'ont rapporté POLICARD et LACASSAGNE (1910) à propos des tubes rénaux des Oiseaux : ceux-ci contiennent des produits d'excrétion qui n'apparaissent jamais figurés dans le protoplasme, mais qui cristallisent aussitôt qu'ils sont émis dans la lumière.

HISTO-PHYSIOLOGIE.

Si j'ai insisté quelque peu sur les détails morphologiques qui précèdent, c'est qu'ils forment la base nécessaire de l'interprétation physiologique que je vais maintenant tenter. La complexité du contenu des tubes de Malpighi est une preuve de la multiplicité des rôles qu'ils assument, et le fait qu'on relève dans les excréta de la lumière quatre produits différents, oblige à rechercher au moins quatre séries d'images correspondant à des fonctions distinctes.

Le contenu des tubes se compose, je l'ai montré, de débris cellulaires, de mottes basophiles, d'une substance liquide, de cristaux.

Je serai bref en ce qui concerne les débris cellulaires. Ils ne font en effet que traduire l'usure du tissu syncytial et la desquamation qui en résulte. Celle-ci ne semble pas se faire par poussées, mais de façon régulière et ininterrompue. Le remplacement est assuré par des divisions nucléaires directes, qui se produisent elles aussi de façon discrète et continue. Je n'ai pu établir de rapport entre la mue et l'un ou l'autre de ces phénomènes.

La substance liquide tire évidemment son origine des vacuoles claires, petites, supranucléaires, qui naissent dans le protoplasme et émigrent vers la lumière.

L'élaboration du liquide semble à peu près continue. Elle ne cesse que chez les animaux en état de jeûne avancé, sans que je puisse dire si l'arrêt de leur formation est une conséquence directe de l'inanition ou si elle résulte mécaniquement d'une compression de la paroi entraînée secondairement par la distension et la réplétion des tubes qui accompagnent constamment le jeûne.

Les formations basophiles proviennent très certainement de l'expulsion simple, sans transformation, des enclaves basophiles identiques qu'on rencontre dans le cytoplasme (Planche III, figure 19). Ces enclaves, qui appartiennent, comme je l'ai dit, au segment préterminal des tubes, paraissent ne subsister que peu de temps intactes dans la lumière. Car non seulement on ne les rencontre pour ainsi dire jamais dans les segments inférieurs, où aurait dû les conduire le cheminement des déchets, mais encore on leur voit fréquemment prendre un aspect à demi-fondu, un peu flou, qui précède sans doute de peu leur fonte et leur disparition totales.

Les cristaux qu'on trouve dans la lumière constituent, au moins quantitativement, le produit essentiel du fonctionnement des tubes de Mapighi. Ils ont, ainsi que je l'ai établi plus haut, une origine nucléaire. Cette origine est constante, bien que les processus par lesquels se forme l'enclave d'où dérivera le cristal soient très différents d'une espèce à l'autre. Cette multiplicité des mécanismes cytologiques qui aboutis-

sent à la formation d'un même corps a un grand intérêt théorique : elle prouve, en effet, ce qui heurte la tendance unificatrice de l'intelligence, qu'un même résultat physiologique peut être obtenu, une même fonction essentielle peut être assurée par des processus cytologiques bien différents. Dans le cas de la formation des enclaves préguaniniques, tantôt c'est le noyau seul qui est actif, tantôt la participation du protoplasme au processus formateur semble indispensable.

L'origine nucléaire constante des enclaves destinées à se transformer en cristaux est tout à fait satisfaisante *a priori* — car on sait les rapports chimiques étroits qui unissent l'acide nucléique et la guanine.

L'élaboration de la guanine ne semble pas être périodique. Elle ne paraît pas non plus influencée, comme l'avait déjà indiqué OETCKE, par l'un quelconque des temps du cycle digestif. D'autre part, on constate très nettement que les diverticules intestinaux se chargent eux-mêmes de l'élimination des produits de déchet qu'ils fabriquent. Il n'y a ici aucune indépendance entre l'appareil excréteur et le tube digestif, comparable à celle qui, chez l'Homme par exemple, fait éliminer au rein une partie des déchets provenant de l'alimentation (*urina potui et cibi*). Cette opinion est en contradiction avec celle qui avait été autrefois émise par BERNARD (1893), d'après laquelle, chez l'Araignée, les produits résiduels contenus dans les cellules diverticulaires seraient éliminés de deux façons : ceux qui occupent dans la cellule une situation apicale tomberaient dans la lumière intestinale — ceux qui occupent une situation basale se rendraient, à travers les cellules « péritonéales » (interstitielles), dans les tubes de Malpighi qui les élimineraient et les conduiraient au cloaque par cette voie détournée.

Je m'oppose formellement à cette conception, qu'aucune image ne me paraît pouvoir confirmer en quoi que ce soit.

Je considère donc les tubes de Malpighi comme des émonctoires réservés à l'excrétion des produits qui résultent de la consommation des tissus propres de l'Araignée. C'est ce qui explique pourquoi leur fonctionnement, à peu près continu et peu accusé chez les animaux qui n'utilisent pas leurs

réserve, devient plus actif chez les individus qui jeûnent et atteint son maximum lors de l'inanition complète. On peut dire, en règle générale, qu'une Araignée se trouve dans un état d'autant meilleur et est d'autant mieux nourrie que ses

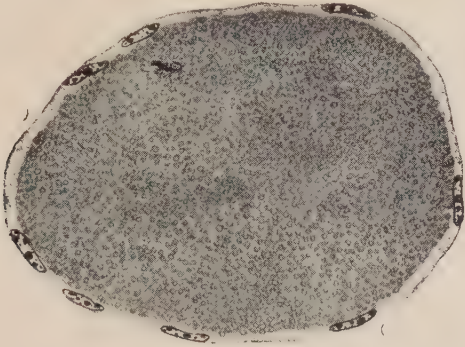


FIGURE XII. — Tube de Malpighi d'un *Thomisus onustus* mourant de faim après quatre mois de jeûne ; état maximum de distension. $\times 600$.

tubes de Malpighi contiennent moins de cristaux; les lumières distendues par une masse épaisse de guanine (figure XII) traduisent toujours des conditions physiologiques peu satisfaisantes.

Comment cheminent, dans les tubes et vers le cloaque, les produits de déchet que j'ai décrits ?

Peut-être faut-il invoquer comme cause tout à fait générale, et extérieure au système malpighien, de la progression, le massage exercé sur la masse abdominale par les contractions musculaires accompagnant les mouvements. L'influence de ce facteur a été bien mise en lumière chez les Insectes par SIRODOT. Cet auteur a observé qu'un animal maintenu immobile pendant un temps suffisamment long présente toujours des tubes de Malpighi beaucoup plus remplis que ceux d'un témoin dont les mouvements n'avaient pas été entravés. Les expériences comparables que j'ai pu faire sur les Aranéides ne m'ont rien montré de semblable et la contractilité propre des tubes m'a paru dans tous les cas le facteur essentiel.

Les petits tubes de Malpighi ne possèdent point de paroi musculaire; mais ils sont cependant capables de se contracter; ces contractions se font par ondes successives et rapprochées, comme le montrent des mouvements exceptionnellement observables et l'aspect fréquemment moniliforme des petits tubes isolés par dissection. Elles s'opposent donc à celles qu'ont bien décrites LÉGER et DUBOSQ (1899) chez les Gryllidés, et qui se produisent dans de longues fibres musculaires, qui, enroulées en spirale autour des tubes, déterminent de brusques mouvements de torsion et de détorsion de ceux-ci. Chez les Araignées, en plus de l'action plus ou moins continue de la vis a tergo due aux produits nouvellement élaborés, les refoulements successifs chassent la guanine vers le cloaque. Les gros tubes qu'elle traverse à la fin de son parcours ont, chez les espèces de grande taille, une paroi musculaire mince, formée de fibres striées, circulairement disposées, et dont les contractions renforcent celles du syncytium proprement dit.

INJECTION DE MATIÈRES COLORANTES.

Dans le but de compléter l'étude du tube de Malpighi appareil excréteur j'ai recherché quel était son pouvoir d'élimination par rapport aux diverses solutions colorantes introduites par injection dans le milieu intérieur.

J'ai pratiqué mes injections à l'aide d'une seringue munie d'une aiguille courte et très fine, sur des animaux préalablement immobilisés par un procédé aussi simple que commode, et que je vais décrire sommairement. L'Araignée est recueillie dans un petit filet conique de tulle solide à mailles relativement larges (2 mm. par exemple), dont on ferme l'orifice. On peut alors manier l'animal librement, sans aucune crainte de le voir échapper ou de le blesser. On le maintient emprisonné dans un pli du tissu et on lui fait prendre très facilement la position la plus favorable à l'injection. On pratique celle-ci aisément en faisant passer la pointe de l'aiguille à travers une maille.

J'ai utilisé des solutions de rouge neutre, de sulfoindigo-

tate de soude, de vert lumière, de fuchsine acide, de bleu de méthylène qui toutes m'ont donné des résultats positifs. Par contre, fait déjà signalé par BRUNTZ, le carminate d'ammoniaque ne s'élimine pas à travers les tubes de Malpighi. Par le rouge neutre et par le sulfoindigotate de soude, qui m'ont donné les résultats les plus nets, on voit au bout d'un temps fort court, qui peut ne pas dépasser 15 minutes, le contenu de la lumière se colorer fortement. Je n'ai jamais pu, malgré des expériences réitérées, voir d'images cytologiques précises en rapport avec le passage du colorant à travers la paroi. Mais il est facile de se convaincre que c'est le liquide dans lequel les cristaux sont en suspension qui se colore.

Les tubes de Malpighi des Aranéides paraissent, en ce qui concerne l'élimination des matières colorantes, se comporter exactement comme ceux des Insectes, étudiés à ce point de vue par de nombreux auteurs.

CLOAQUE

L'étude du cloaque fait naturellement suite à celle des tubes de Malpighi, car histologiquement et physiologiquement il représente beaucoup plus une dilatation terminale malpighienne où vient s'aboucher l'intestin qu'un élargissement du tube digestif où se jetteraient les tubes de Malpighi.

MORPHOLOGIE.

Sa structure le rapproche beaucoup des plus gros tubes de Malpighi. En effet, il possède une paroi syncytiale de 8 à 10 μ d'épaisseur, extérieurement doublée par des fibres musculaires. Celles-ci sont réparties en une couche interne, circulaire, inconstante, et en une couche externe, longitudinale, toujours présente. Dans le fond de la poche les fibres s'entrecroisent en un plexus important.

Les couches musculaires et la paroi épithéliale elle-même sont très extensibles et permettent à la poche de se dilater

considérablement. Elle peut alors occuper près de la moitié du volume total de l'abdomen.

En coupe transversale le contour de la lumière varie non seulement suivant la région intéressée mais surtout suivant les pièces. Ainsi la coupe intéressant le plus grand diamètre cloacal peut présenter les aspects suivants :

— dans un premier cas, le plus simple, la lumière est régulièrement arrondie ou ovale.

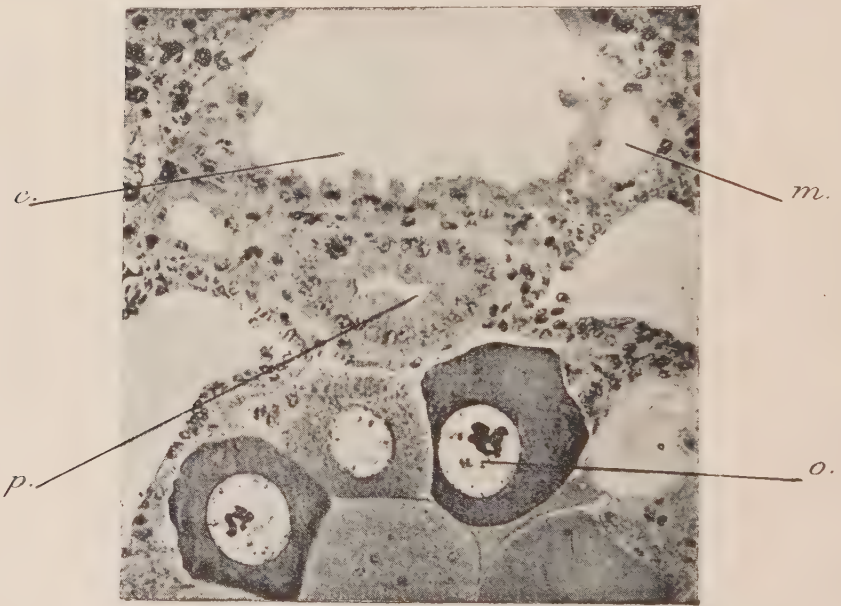


FIGURE XIII. — Abdomen de *Sallicus scenicus* : Coupe transversale, partie centrale, $\times 275$.

c : cloaque.

m : tube de Malpighi, tronc collecteur.

p : intestin post-diverticulaire.

o : œufs incomplètement développés.

— dans un deuxième cas, réalisé par exemple chez *Sallicus scenicus* Clerck, la lumière est régulièrement arrondie dans les régions supérieure et latérale, mais elle présente inférieurement de fortes ondulations (figure XIII).

— dans un troisième cas, elle est totalement étoilée : le bord interne du syncytium se découpe en effet en dents pro-

fondes, à chacune desquelles peut correspondre un noyau basal (figure XVI).

— dans un quatrième cas, elle peut être considérée comme ovulaire, mais son contour est interrompu par des saillies protoplasmiques fongiformes, à sommet toujours renflé, irrégulièrement espacées, dont la hauteur ne dépasse guère 10 μ . Ces saillies s'observent avec une particulière netteté chez *Pholcus phalangioides* Fuessl (figure XVII). Elles semblent s'opposer aux précédentes en ce qu'elles ont une existence transitoire liée à un état fonctionnel. Elles peuvent être rapprochées morphologiquement des lobes protoplasmiques analogues qu'émettent, dans le but de les éliminer, certaines cellules de l'intestin de *Ptychoptera contaminata* étudiées par van GEHUCHTEN.

La paroi syncytiale est constituée par un protoplasme grenu; son bord libre est généralement muni de cils ou poils. Ceux-ci ne manquent guère que dans les cas où la dilatation de la poche est extrême et où celle-ci ne joue plus qu'un rôle de réservoir. Dans tous les autres cas, les cils existent, mais peuvent être de longueur et d'abondance variables. Les deux types les plus fréquents sont un type de cils hauts, souples, échevelés, atteignant 12 μ (figures XV, XVI et XVII) et un type de cils courts, serrés, réguliers (Planche IV, figure 25).

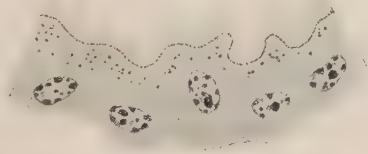


FIGURE XIV. — Paroi cloacale de *Salticus scenicus*.
Enclaves préguaniniques dans le protoplasme. $\times 750$.

Le cytoplasme contient des mitochondries basales, des vacuoles nombreuses et de petite taille, disposées entre le noyau et le bord libre, enfin des enclaves de divers types, dont je vais étudier la formation en même temps que je les décrirai :

1° Je signale ici tout d'abord, et sans trop y insister puisqu'elles nous sont déjà connues, des enclaves du cloaque tout à fait semblables à celles que présentent les tubes de Malpighi, et ayant les mêmes réactions chimiques qu'elles. Ce sont des corpuscules arrondis, réguliers, dont la taille varie entre 0,25 et 1,25 μ . Leur couleur propre est jaunâtre, leur aspect réfringent. Ils se colorent difficilement, et par l'emploi de l'hématoxyline s'entourent d'un mince anneau sidérophile. Ils sont toujours d'origine nucléaire, mais dérivent du noyau de deux façons différentes. Tantôt ils en sortent (figure XIV et Planche IV figure 25) sous forme de très petits grains qui grossissent par la suite dans le protoplasme, tout en se rapprochant de la lumière, dans laquelle ils finissent par tomber. Tantôt, ils sont émis hors du noyau sous forme de grosses enclaves fuchsinophiles (Epeire diadème, Planche IV figure 26) formées à partir du nucléole et qui, tombées dans le cytoplasme, s'y fragmentent et s'y transforment progressivement en grains identiques aux précédents. Ils subissent finalement le même sort.

2° Un deuxième type d'enclaves est constitué par des produits ayant une coloration propre brun jaunâtre, formés et éliminés à l'intérieur d'une poche ovale de 5 à 6 μ de diamètre dont à l'origine les connexions avec le noyau sont fort étroites. Les enclaves y apparaissent presque d'emblée sous leur forme définitive. La poche, une fois formée et remplie, émigre, sans changer d'aspect, vers la région apicale. Lorsqu'elle atteint le bord libre du protoplasme on voit celui-ci perdre ses cils à ce niveau. Elle fait alors une forte saillie dans la lumière, puis se rompt et se vide dans celle-ci (figure XV).

Les réactions chimiques que j'ai pratiquées sur ces enclaves n'ont pu m'éclairer sur leur nature. Les acides et les bases non concentrés ne les dissolvent pas. Elles semblent se rapprocher par leurs réactions des mottes brunâtres excrémentitielles qui apparaissent dans les cellules absorbantes pendant la deuxième partie de la digestion.

3° Un troisième type d'enclaves apparaît chez *Pholcus*,

où j'ai pu bien étudier leur formation. On voit certains noyaux quitter la région basale qu'ils occupaient et se rendre vers le bord libre, où ils forment une rangée accessoire et incomplète. Ils prennent des caractères pycnotiques de plus en plus accusés, en même temps qu'apparaît autour d'eux dans le protoplasme une série de petits ($1,5 \mu$) cristaux quadrangulaires. Ceux-ci ne tardent pas à être assez nombreux

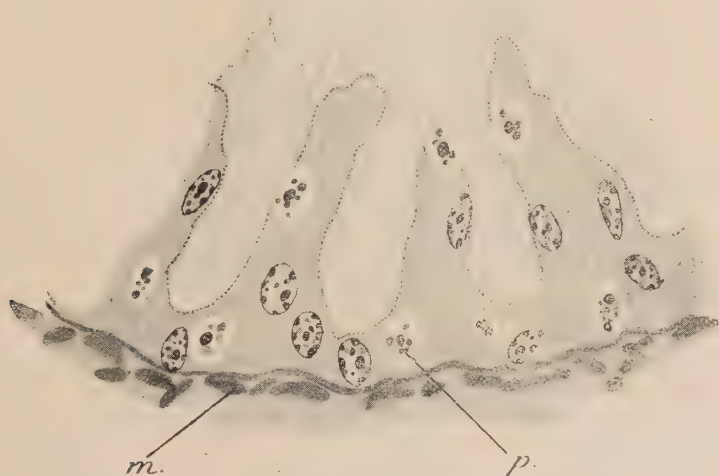


FIGURE XV. — Paroi cloacale de *Tetragnatha extensa*, $\times 900$.

m. : fibres musculaires longitudinales.

p. : poche contenant des produits de déchet

pour dessiner autour du noyau une ou plusieurs couronnes serrées. A mesure que ces transformations s'effectuent, le noyau et son amas périphérique de cristaux se rapprochent de plus en plus de la lumière (figure XVII), y font une saillie souvent très importante et y tombent finalement. Les restes de chromatine sont rapidement détruits et les enclaves se disséminent.

Je n'ai pas rencontré assez souvent ces cristaux pour en faire une étude chimique complète; les réactions qu'ils m'ont fournies me font croire cependant qu'ils sont formés d'urates.

4° Enfin, j'ai observé un quatrième type d'enclaves chez certaines femelles, pour lesquelles la ponte est suivie d'assez

près par la mort. On voit, dans ce court espace de temps, (quelques semaines tout au plus), la paroi cloacale se charger régulièrement de grosses enclaves cristallines ne laissant libre que la portion basale du protoplasme (figure XVI). Je considère leur origine comme probablement nucléaire, mais

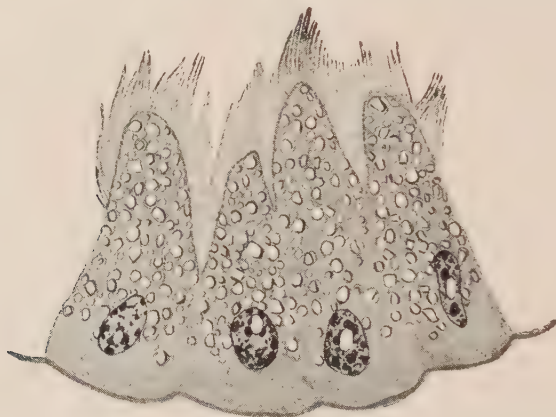


FIGURE XVI. — Paroi cloacale d'*Epeira cucurbitina* femelle après la ponte. $\times 950$.

Protoplasme farci d'enclaves cristallines.

je n'ai pu faire à ce sujet d'observations décisives. Il est probable aussi que les cristaux résultent d'une sorte de dégénérescence du syncytium, et que non seulement ils ne sont pas éliminés, mais qu'ils ne sont pas destinés à l'être. En tous cas, je n'ai jamais vu ni figures de sortie, ni cristaux de ce type dans la lumière.

Leurs réactions chimiques ne m'ont pas renseigné positivement sur leur nature; ils ne sont certainement pas formés de guanine, de par leur résistance aux bases et aux acides étendus. Ils ne sont sans doute pas non plus composés d'acide urique, car l'acide sulfurique au tiers ne les dissout pas et une solution concentrée de pipérazine ne les attaque pas appréciablement.

PHYSIOLOGIE.

La fonction du cloaque est double, excrétrice et évacuatrice, et chacun de ces rôles s'inscrit dans la structure de la paroi.

I. — Le seul caractère histologique du cloaque en rapport avec sa fonction de réceptacle contractile est la présence d'une forte couche musculaire doublant l'épithélium en dehors. L'évacuation ne dépend pas, je l'ai déjà dit, de la réplétion de la poche : l'expulsion des matières a lieu principalement à la suite d'une excitation réflexe d'origine digestive ou d'origine psychique. Le cloaque, fait en apparence paradoxal, est d'autant plus rempli que les repas sont moins fréquents, non seulement parce que les évacuations sont plus espacées, mais encore parce que chez un animal qui consomme ses propres réserves les tubes de Malpighi y déversent une plus grande quantité de guanine.

II. — Tous les autres caractères histologiques du cloaque sont en rapport avec son rôle excréteur :

Le syncytium cloacal contient d'une part des enclaves identiques à celles des tubes de Malpighi et élabore les mêmes produits qu'eux, mais il excrète d'autre part des substances particulières qu'on ne rencontre pas ailleurs. Au premier groupe, appartiennent les vacuoles et la guanine; au second groupe appartiennent les enclaves type II, III et IV étudiées dans la partie morphologique (p. 82) de ce chapitre.

Les vacuoles sont la source d'une sécrétion liquide relativement abondante dans laquelle les produits de déchet sont en suspension. Elles sont en général assez nombreuses, leur formation semble à peu près continue et indépendante des conditions digestives.

La guanine résulte de la transformation, aussitôt qu'ils sont tombés dans la lumière, des corpuscules jaunâtres d'origine nucléaire dont j'ai décrit la formation. De même que dans les tubes de Malpighi le corps qui est à l'origine de la guanine, et dont il est impossible de définir la nature, présente un aspect physique et des réactions chimiques très différentes de celles qui caractérisent celle-ci.

La guanine produite par le syncytium cloacal s'ajoute dans la poche à celle qui provient des tubes de Malpighi, et

à celle qui, comme je le montrerai plus loin, recristallise dans le cloaque après avoir parcouru à l'état dissous le trajet qui le sépare des cellules à guanine superficielles d'où elle dérive. Ces trois sortes de guanine sont indiscernables l'une de l'autre.

En ce qui concerne la physiologie des enclaves propres au cloaque, je ne possède malheureusement que des données insuffisantes à cause de la relative rareté avec laquelle on les observe. Leur production est-elle cyclique ? dépend-elle de conditions internes ou externes ? telles sont les questions que je ne peux pour le moment résoudre. Leur présence est loin d'être permanente, mais coïncide tantôt avec un état général satisfaisant, tantôt avec des manifestations de cachexie avancée.

Il faut enfin considérer comme des excreta, bien qu'ils

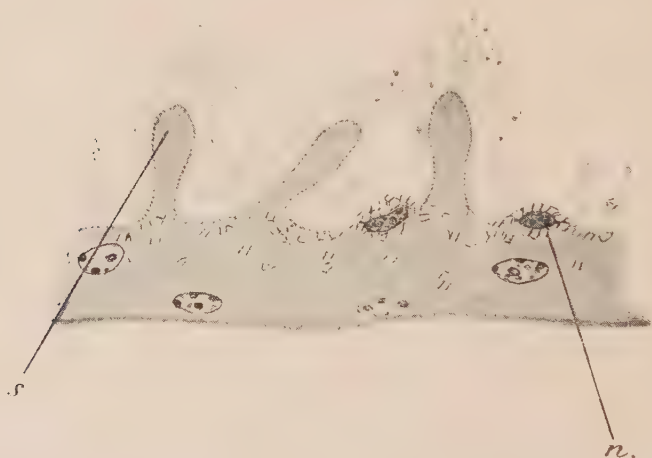


FIGURE XVII. — Paroi cloacale de *Pholcus phalangioides*. $\times 900$.
s : saillies protoplasmiques fongiformes.
n : noyau en pycnose autour duquel se forment des cristaux.

ne renferment pas d'enclaves, les prolongements protoplasmiques fongiformes que j'ai précédemment signalés chez *Pholcus*, et qu'on voit se détacher par étranglement, tomber dans la lumière et s'y désagréger (figure XVII).

CELLULES A GUANINE

GÉNÉRALITÉS.

J'appelle cellules à guanine des éléments de l'intestin diverticulaire spécialisés dans l'élaboration ainsi que dans l'accumulation au moins temporaire de cristaux de guanine, et à qui leur situation superficielle, sous un hypoderme souvent transparent, permet de jouer un rôle relativement important dans la coloration des Araignées. C'est à de telles cellules que sont dues : la couleur blanche générale de *Thomisus onustus* Walck., les taches blanches disposées en croix de l'Epeire diadème, etc... Les cellules à guanine sont présentes partout où la coloration blanche existe; mais elles peuvent ne pas être seulement localisées aux zones où elles sont visibles. En effet, au-dessus d'elles peut se trouver soit un hypoderme transparent dépourvu de tout pigment, soit un hypoderme chargé de granules pigmentaires, dont la coloration propre, jaune, rouge, noire, etc., recouvre et masque l'éclat blanc des cellules à guanine sous-jacentes. Chez l'Epeire diadème, par exemple, la guanine dorsale n'est pas limitée à la « croix » caractéristique, mais revêt de façon à peu près continue toute la moitié supérieure du corps. L'abondance du pigment hypodermique la rend à peu près partout invisible.

La raison pour laquelle restent stables les dessins blancs dorsaux, présentés par une espèce d'Epeire donnée, pendant l'intervalle qui sépare deux mues consécutives, est double : c'est d'abord que la pigmentation foncée hypodermique est fixe et réserve des espaces transparents de forme et de dimensions invariables — c'est ensuite que les diverticules intestinaux, auxquels appartiennent les cellules à guanine et qu'on aperçoit au niveau des espaces apigmentés, occupent par rapport à l'hypoderme une situation sensiblement constante et forment, grâce au tissu interstitiel qui les réunit, une masse cohérente, peu mobile : tout au plus la voit-on légèrement déplacée, au voisinage du vaisseau dorsal, par la compres-

sion rythmique qu'exerce sur elle le cœur au moment de la diastole. Cette observation est facile à faire sur *Theridium lineatum*, par exemple.

La couche des cellules à guanine n'est que rarement tout à fait continue, et n'occupe dans la plupart des cas que la région supérolatérale de l'abdomen. Les plus grandes variations s'observent d'une espèce à l'autre. Le développement est maximum (couche blanche intéressant presque toutes les faces de l'abdomen) chez *Thomisus onustus* Walck., *Misumenina vatia* Clerck., *Theridium ovatum* Clerck. On trouve, au contraire, une couche seulement dorsale, prolongée plus ou moins par des îlots latéraux, chez la plupart des *Epeira*, des *Linyphia*, etc... On ne rencontre plus que des îlots irréguliers chez *Teutana*. Enfin, les cellules à guanine paraissent manquer complètement dans divers genres : *Pholcus*, *Amaurobius*, *Salticus*, beaucoup de *Tegenaria*, etc...

En outre de la couche guaninique abdominale, on observe dans le cephalothorax des cellules blanches superficielles qui dépendent de l'intestin diverticulaire. Elles sont en général peu visibles à l'extérieur ; dans beaucoup de cas ce fait est moins dû à la présence de pigments sus-jacents qu'à une épaisseur plus grande, entraînant une transparence moindre de l'hypoderme thoracique. D'ailleurs les diverticules intrathoraciques sont toujours à la fois moins riches en cellules à guanine et moins directement au contact du revêtement externe que les diverticules intraabdominaux correspondants.

Lorsqu'on examine à l'œil nu ou à la loupe un abdomen d'Araignée dont on vient d'enlever la chitine soigneusement, on remarque que la masse intestinale offre un aspect morulaire dont chaque facette, du reste fort petite, correspond au fond d'un cul-de-sac intestinal isolé des autres par une mince travée interstitielle. C'est la paroi elle-même du fond des culs-de-sacs qui se différencie en cellules à guanine, de sorte que la couche blanche sous-hypodermique n'est pas réellement continue, mais formée d'un pavage de petits polygones extrêmement serrés (figure XVIII).

L'étude de coupes tangentiellles et transversales de diverticules permet de préciser cette topographie.

Dans les cas où la différenciation guaninique est le plus accusée, elle ne se produit cependant ni dans toute l'épaisseur de la paroi diverticulaire — elle n'atteint pas les cellules les plus superficielles — ni dans les régions qui ne sont pas en contact direct avec la surface; tout au plus une ou deux

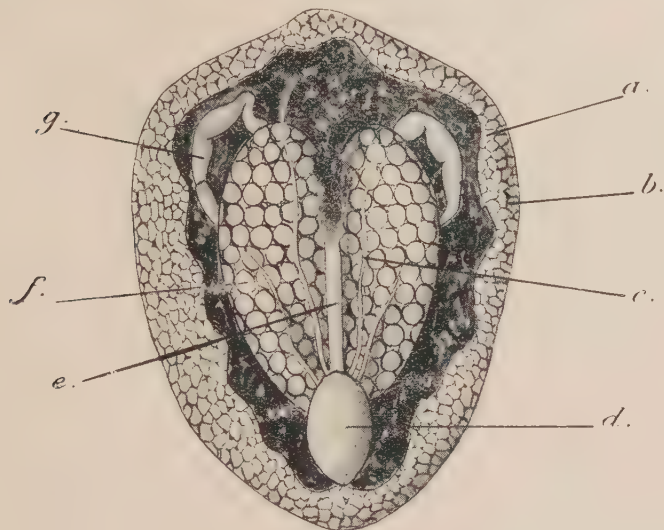


FIGURE XVIII. — Vue dorsale de l'abdomen déchitinisé d'une *Epeira diadème*; la partie supérieure de l'intestin diverticulaire et le cœur ont été réséqués.

a : pavage formé par les amas de cellules à guanine qui forment le fond des diverticules intestinaux superficiels.

b : travée interstitielle séparant les culs-de-sacs diverticulaires.

c : tronc principal d'un tube de Malpighi.

d : cloaque.

e : intestin post-diverticulaire.

f : ovaire.

g : glande séricigène.

(D'après Vogt et Yung, un peu modifié.)

cellules à guanine peuvent-elles déborder quelque peu sur les faces latérales du cul-de-sac; en coupe transversale l'ensemble de la couche blanche se montre alors constitué par une succession de croissants, dont les pointes tournées vers le centre de l'abdomen sont adossées aux travées interstitielles (figure XIX). J'ai dit que les cellules à guanine ne formaient pour ainsi dire jamais à elles seules le fond du diverticule: elles sont le plus souvent doublées intérieurement, et par conséquent isolées de la lumière, par une

rangée plus ou moins irrégulière de cellules digestives fonctionnelles, absorbantes ou à ferments.

Les cellules à guanine sont situées au-dessous de l'hypoderme. Elles en sont séparées par un certain nombre de

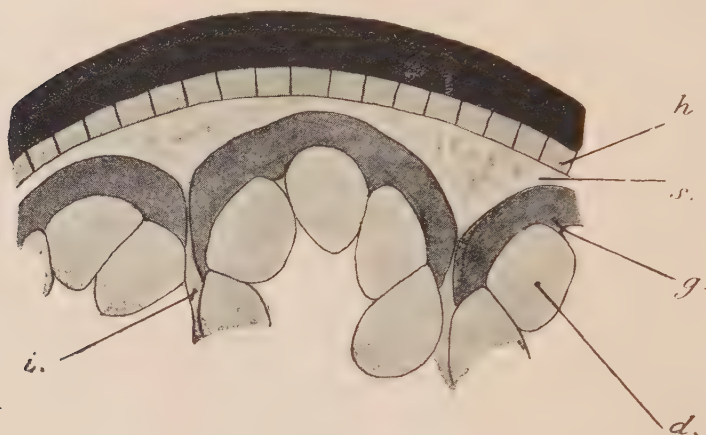


FIGURE XIX. — Schéma montrant la disposition des cellules à guanine dans le fond des diverticules intestinaux, au contact avec le revêtement externe.

h : hypoderme.

s : lacune sanguine.

g : cellules à guanine.

d : cellules intestinales diverticulaires.

i : tissu interstitiel.

formations inégalement transparentes, inconstantes, mais qui peuvent cependant se rencontrer toutes à la fois. Ce sont, de dedans en dehors (Planche IV, figure 24) :

1° Une très mince couche de tissu interstitiel, tendue comme un voile au-dessus des culs-de-sacs, d'une travée interstitielle à la suivante.

2° Une lacune périphérique, dans laquelle la masse abdominale est enfermée comme dans un sac, sans paroi propre, qui peut contenir une masse considérable de plasma sanguin; les éléments y sont en général très rares.

3° De petits faisceaux musculaires insérés à leurs deux extrémités sur l'hypoderme, et dont la contraction amène le plissement de celui-ci.

4° L'hypoderme enfin, qui sera décrit plus loin (p. 99).

CYTOLOGIE.

Une cellule à guanine est un élément mesurant de 30 à 50 μ , et dont le grand axe est toujours parallèle à la courbure du cul-de-sac.

La cellule est tantôt allongée fortement, tantôt presque cubique. Sa forme générale varie suivant l'espèce.

Un noyau de petite taille, arrondi, très comparable à celui des cellules absorbantes, occupe le centre de la cellule. Il présente quelquefois un nucléole acidophile.

Le protoplasme peut être, et est souvent, rendu tout à fait invisible par la surcharge de l'élément en cristaux. Lorsque ceux-ci sont peu abondants, ou lorsqu'on les a dissous par un agent chimique, on lui voit une structure finement grenue; il est peu colorable, et ne contient jamais d'autres enclaves. Je montrerai plus loin pourquoi je ne considère pas comme de véritables cellules à guanine les éléments où des boules alimentaires apparaissent parmi les cristaux.

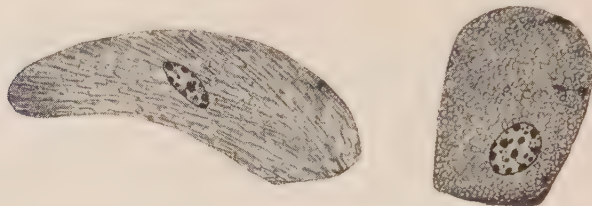
Les enclaves cristallines de la cellule à guanine sont dans l'immense majorité des cas de taille très réduite (1 μ); leurs trois dimensions sont subégales (figure XXI). Elles ne peuvent, à cause de leur petit volume, être rattachées à aucun système. Lorsqu'elles sont isolées ou en couche mince, elles sont incolores et transparentes; lorsqu'au contraire elles sont disposées en couche épaisse, elles deviennent opaques et prennent en lumière directe une teinte jaune assez prononcée. Par l'éclairage oblique les cellules qui les contiennent se détachent en blanc brillant sur le fond sombre de la préparation.

Chez les Tétragnathes les cristaux de guanine des cellules superficielles se distinguent de ceux de toutes les autres Araignées que j'ai pu examiner par leur forme aciculaire. Cependant, dans ce groupe, les cristaux formés dans les tubes de Malpighi et dans le cloaque ont l'aspect habituel.

Le grand axe des cristaux aciculaires, qui sont très régulièrement alignés (figure XX), est toujours parallèle à celui

de la cellule, elle-même allongée suivant la courbure du diverticule. Chez les autres espèces, au contraire, les cristaux paraissent disposés sans ordre, quoique leur densité soit la même en tous les points du protoplasme.

Tous les cristaux, y compris ceux des Tetragnathes, pré-



XX.

XXI

FIGURES XX et XXI. — Cellules à guanine. $\times 1.000$.

XX : Cellule de *Tetragnatha extensa* : cristaux allongés.

XXI : Cellule d'*Epeira cornuta* : cristaux à dimensions subegales.

sentent les mêmes réactions chimiques et ces réactions sont identiques à celles qu'on obtient sur les cristaux malpighiens ou cloacaux. On peut donc les dire formés de guanine ou d'un guanate, comme l'avait pensé BERTKAU, et non de graisse, comme WASMANN et PLATEAU, victimes d'une incompréhensible erreur, avaient cru pouvoir l'affirmer.

En ce qui concerne les réactions chimiques sur lesquelles je fonde la nature guaninique des cristaux, je renvoie au chapitre (p. 69) où je les ai détaillées. Mais je tiens à signaler ici la différence qui sépare tous les cristaux de guanine des Araignées des guanates cristallisés qu'on rencontre chez les Vertébrés inférieurs, et qui sont, eux aussi, contenus dans des cellules différenciées de la surface du corps; les guaninophores⁽¹⁾ des Vertébrés inférieurs ont un contenu

(1) J'adopte ici pour les cellules à guanine des Vertébrés inférieurs le terme récemment et judicieusement proposé par COTTE (cf. Travaux de la Station Zoologique de Wimereux, tome IX, *Glanures Biologiques*, 1925, page 40), en remplacement du terme de « guanophore », créé par SCHMIDT et que j'avais employé jusqu'à présent. J'avais hésité, lors de la publication de mon mémoire : *Le pigment purique chez les Vertébrés inférieurs* (1923), à créer un terme nouveau, bien que l'expression de « guanophore » me parût de formation défectueuse

soluble dans l'acide picrique, auquel résistent, nous l'avons vu, les enclaves guaniniques des Araignées. A cette différence chimique correspond d'ailleurs une différence morphologique : les cristaux des Vertébrés inférieurs sont plus grands, plus brillants que ceux des Araignées et leur forme est différente.

ORIGINE.

Quelle est l'origine de la cellule à guanine des Aranéides ? L'examen de jeunes Araignées appartenant à des espèces dont les adultes ont une couche blanche bien développée enseigne que, à la naissance, les cellules en question n'existent pas encore. D'autre part, je n'ai jamais vu de divisions d'aucune sorte à l'intérieur d'éléments déjà spécialisés. Il faut donc admettre que la cellule à guanine naît par différenciation secondaire d'éléments déjà existants. Théoriquement, on ne peut guère envisager comme possibles que deux filiations : à partir de la cellule interstitielle, à partir de la cellule absorbante.

L'origine interstitielle a été gratuitement affirmée par BERTKAU (1884), puis par BERNARD (1893). Aucun argument positif, analogies de structure, de forme, entre noyaux et protoplasmes de ces deux éléments ne peut être invoqué en sa faveur. Aucun terme de passage n'existe entre la cellule interstitielle au protoplasme toujours plus ou moins basophile, au noyau actif et souvent de très grande taille, et la cellule à guanine, à protoplasme chromophobe, au noyau petit, toujours égal à lui-même.

Par contre, si l'on compare entre elles la cellule à guanine et la cellule absorbante, on remarque que leurs noyaux ont une grande parenté, par leur taille, par leur forme, par leur chromaticité, enfin par leur état habituel de repos. Mais, en outre, l'existence fréquente d'intermédiaires entre la cellule absorbante, bourrée d'enclaves alimentaires et la véri-

(cf page 262), mais n'ayant plus à craindre d'ajouter un nom de plus à tous ceux qui ont servi à désigner les cellules à guanine, j'adopte bien volontiers le terme de « guaninophore ».

table cellule à guanine fournit un argument décisif quant à l'origine de cette dernière. Dans les cellules de transition la proportion relative des deux types d'enclaves est variable; l'on peut dire cependant qu'à partir d'une certaine prédominance de la guanine les enclaves alimentaires cessent de coexister avec celle-ci, alors que l'on peut rencontrer la guanine en très faible quantité parmi des boules assez abondantes.

J'ai appelé précédemment ces formes cellulaires à enclaves mixtes des formes de passage. Ce terme n'est pas exact si l'on entend par là que les cellules observées sont en voie de transformation guaninique intégrale; car je les considère plutôt comme des éléments fixés dans un état de différenciation intermédiaire qu'une insuffisance d'actions internes ou externes a empêchés de devenir des cellules à guanine typiques. L'examen comparatif d'Araignées parvenues à la moitié de leur croissance et d'Araignées adultes ne montre, en effet, aucune augmentation ou diminution du nombre des cellules intermédiaires, aucune modification de leur aspect. D'ailleurs, leur situation aux confins de la zone guaninique pure et de la zone absorbante normale peut servir aussi à justifier ma manière de voir.

J'aurais maintenant à parler de la formation des cristaux. Mes données sur ce point sont malheureusement très réduites. Contrairement à ce qui se passe dans les tubes de Malpighi, la guanine ne paraît pas être ici d'origine nucléaire; le noyau ne présente jamais de nucléole, d'enclaves, à plus forte raison de figures d'émission.

FAUSSEK, le seul auteur qui, dans son intéressant travail de 1909, ait étudié la question, voit les premiers cristaux de guanine se former chez le très jeune animal, à partir de noyaux vitellins dégénérés. Même dans les stades précoces d'Epeires ou de Thomisides que j'ai étudiés, je n'ai jamais vu de figures semblables d'une participation active ou même passive du noyau.

Tout ce que je puis dire sur l'apparition des cristaux, c'est qu'elle a lieu dans le protoplasme, et non pas dans une zone para ou périnucléaire mais dans toute l'étendue de la cellule, avec une régularité d'autant plus frappante que le

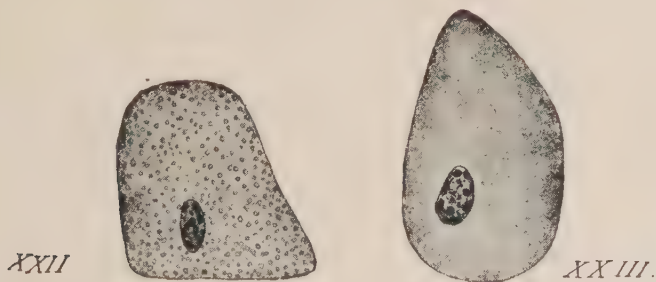
nombre des premières enclaves formées est souvent très faible

J'ai cherché en vain à obtenir des images démonstratives de filiation mitochondriale des cristaux. Je rappelle, à ce propos, n'avoir pas été plus heureux dans une tentative analogue portant sur les guaninophores des Vertébrés inférieurs. La difficulté de cette recherche repose ici sur l'incertitude où l'on est d'avoir fixé une pièce où les cellules à guanine soient précisément saisies en période d'élaboration. Le faible nombre des blocs contenant des stades intéressants que j'ai pu recueillir me fait penser que la durée de la mise en charge des éléments doit être relativement très courte.

HISTOPHYSIOLOGIE.

Comment peut-on interpréter, d'après les données précédentes, le rôle physiologique de la cellule à guanine ?

Lorsqu'on est un peu familiarisé avec la physiologie des Invertébrés, lorsqu'on sait l'abondance remarquable chez les Mollusques, chez les Crustacés, etc., de reins d'accumulation et d'autres organes fixateurs de déchets, la première idée qui



FIGURES XXII et XXIII.

XXII : Cellule à guanine pauvre en enclaves

XXIII : Cellule à guanine complètement vide de cristaux.

Epeira cornuta. $\times 1000$.

vient à l'esprit est de doter les cellules à guanine d'une fonction analogue. Mais l'observation d'un nombre suffisant d'animaux, jeunes ou adultes, montre que, d'une part, il n'y a ni augmentation du nombre relatif des cellules à guanine, ni surcharge des éléments existants à mesure que l'animal

devient plus âgé; que; d'autre part, il se produit chez un même individu des variations considérables de la densité des cristaux dans les cellules et qu'on rencontre des images de cellules « vidées » dont la forme encore distendue s'oppose à une absence presque totale d'enclaves (figures XXII et XXIII). Ces images ressemblent de façon frappante à celles que l'on observe après avoir fait agir sur une coupe un solvant de la guanine.

Les faits précédents autorisent à supposer que les cellules à guanine sont le siège d'une fonction à la fois accumulatrice et évacuatrice de cristaux; il reste à rechercher des images qui, s'ajoutant aux figures d'accumulation déjà indiquées, préciseraient la période de décharge qui termine le cycle et permet à l'élément d'élaborer à nouveau.

Ces images existent, et sont incontestables, malgré leur rareté, d'ailleurs explicable.

Je possède quelques pièces fort démonstratives, appartenant à des espèces favorables, riches en guanine superficielle, telles que *Holocnemus Pluchei*, *Araneus cornutus* Clerck. On y voit l'ensemble des cellules à guanine vidées de leur contenu et présentant un aspect lavé caractéristique. On y voit aussi des coulées de cristaux s'insinuer entre les cellules absorbantes et se rendre dans la lumière du diverticule. Il y a là une preuve incontestable que les cellules à guanine déversent à certains moments leur contenu cristallin dans l'intestin diverticulaire.

La périodicité de ces phénomènes d'évacuation, qui atteignent lorsque j'ai pu les observer l'ensemble des éléments, ou tout au moins des plages très étendues de la couche superficielle, m'est inconnue : j'incline à croire cependant qu'ils sont peu fréquents, puisqu'en examinant plus de deux cents pièces, je ne les ai rencontrés que quatre fois. On voit au contraire relativement souvent des cellules « lavées » telles qu'elles restent un certain temps avant l'élaboration d'une charge nouvelle. Mais on ne retrouve pour ainsi dire jamais, dans les lumières intestinales, la masse considérable de guanine provenant des cellules superficielles et qui devrait y demeurer et y cheminer un certain temps avant de se con-

fondre dans le cloaque avec la sécrétion malpighienne. Il n'y a là sans doute qu'une difficulté apparente. L'on sait, en effet, la sensibilité de la guanine aux acides et aux bases même étendus et il n'y a rien de surprenant à ce qu'elle ne trouve pas dans la lumière diverticulaire les conditions chimiques nécessaires à sa conservation à l'état cristallisé. Il est donc plus que probable qu'elle chemine à l'état dissous et par conséquent invisible jusqu'au cloaque. Elle y précipite par suite des nouvelles conditions du milieu. Pour me faire une idée de l'alcalinité ou de l'acidité de celui-ci, j'ai pratiqué la recherche du pH, par la méthode colorimétrique qui m'avait déjà servi en d'autres circonstances (ci. p. 47) : d'une part, sur le contenu de la poche cloacale disséquée sur l'animal vivant, d'autre part, sur des excréments immédiatement après leur émission. J'ai trouvé dans les deux cas des chiffres tout à fait comparables se tenant aux environs de 6 et traduisant, par conséquent, une acidité légère.

Mon explication se trouve en outre renforcée par le fait que le cloaque contient souvent une masse de cristaux si considérable qu'il ne peut pas être question de les faire tous provenir du système malpighien, d'autant plus que les animaux qui ont d'habitude le cloaque le plus bourré de cristaux sont ceux dont les cellules à guanine superficielles sont les plus développées (*Thomisus onustus* Walck., *Misumena vatia* Clerck.) et sont en même temps, fait remarquable, ceux dont le réseau malpighien est le plus réduit. On observe, en effet, une sorte de balancement entre l'importance anatomique de l'ensemble des tubes de Malpighi et celle de la couche guaninique superficielle. Chez les Tégénaires, entre autres, les tubes sont beaucoup plus développés que chez les Epeires de même taille. On pourrait multiplier les exemples de ces intéressantes et significatives oppositions.

J'ai cherché en vain à établir les conditions qui déterminent l'évacuation de la guanine des cellules dans la lumière. Mes constatations ont été purement négatives et enseignent par exemple que le phénomène n'est lié à aucune étape de la digestion. Ici encore, la fonction d'excrétion est avant tout en relation avec le métabolisme endogène, et la

fonction excrétrice des cellules superficielles est du même type que celle du syncytium malpighien. Il n'est donc pas étonnant de constater une sorte de développement compensateur d'un système par rapport à l'autre : à la prédominance malpighienne réalisée chez les Agélénides, les Attides, s'oppose la prédominance des cellules à guanine qu'on rencontre chez certains Thomisides, chez tous les Epeirides, chez beaucoup de Thériidiides, etc.

En terminant, il faut poser la question de savoir sous quelles influences certaines cellules diverticulaires superficielles peuvent ou ont pu acquérir leur différenciation particulière.

Il est d'usage de faire jouer à la lumière un rôle déterminant primordial dans la formation des pigments et l'on pouvait songer à l'invoquer ici puisque les cellules à guanine sont visibles à l'extérieur, accessibles aux influences lumineuses, et que leurs enclaves sont ailleurs (Vertébrés inférieurs) considérées comme pigmentaires. Les partisans de cette idée ne manqueront pas de faire remarquer que les Araignées dépourvues de cellules à guanine vivent en général dans des trous (*Amaurobius*, *Lycosa*) ou dans des lieux obscurs (*Tegenaria*, *Pholcus*), tandis que les Araignées à riche revêtement guaninique sont des animaux de plein air, fréquemment exposés au soleil (Thomisides, Epéïrides). Ces exemples, impressionnants si on les envisage dans leur ensemble, résistent souvent mal à une analyse rigoureuse, et la loi qu'on voudrait en tirer comporterait nombre d'exceptions. Par exemple, certaines espèces ayant un genre de vie, un habitat absolument comparables, ont une couche guaninique très inégalement développée : les *Teutana*, que l'on peut trouver dans nos maisons à côté des *Tegenaria*, possèdent des taches blanches dont ces dernières sont totalement dépourvues. Sans méconnaître l'influence possible d'un facteur externe, tel que la lumière, je suis cependant tenté d'accorder le rôle essentiel à des déterminants internes, bien que je sois incapable d'en préciser la nature.

Je désire citer en terminant une opinion indéfendable de

BERNARD (1893), au sujet de l'interprétation des cellules à guanine. Cet auteur suppose qu'elles sont des éléments « péritonéaux » (interstitiels) dans lesquels se sont accumulés, après un repas particulièrement abondant, l'excès des matériaux alimentaires. Ceux-ci ont subi sur place une digestion dont les résidus sont formés par les cristaux de guanine. Il m'est difficile de discuter une telle manière de voir, qui contredit à tant de points de vue les faits que j'ai observés, autrement qu'en priant de se reporter à l'ensemble de mes observations sur la digestion et l'excrétion.

PIGMENTS

Après avoir étudié les cellules à guanine, qu'on peut considérer comme occasionnellement pigmentaires, je suis naturellement conduit à dire quelques mots des pigments vrais contenus dans les téguments des Araignées. On les rencontre aussi bien dans l'hypoderme de l'abdomen que dans celui du cephalothorax ou des appendices.

L'hypoderme se compose d'une rangée de cellules cubiques, très régulières et de petite taille, qui ont pour fonction principale de sécréter la chitine. Celle-ci se dépose au-dessus des cellules en une couche continue, semi-rigide, dans laquelle on peut distinguer trois zones différemment colorables : de dehors en dedans et par la quadruple coloration hémalun, fuchsine acide, jaune métanil, vert lumière, une bande rouge, une bande jaune et une bande bleuâtre (Planche IV, figure 24). Lors de la mue la chitine toute entière se détache, un peu après qu'une nouvelle couche s'est formée au-dessus des cellules.

Les pigments hypodermiques occupent tantôt l'ensemble de l'épithélium, tantôt des régions isolées correspondant à des taches extérieures colorées. Les cellules situées aux bords de ces plages font transition, par la rareté relative de leurs enclaves, entre les cellules centrales riches en grains et les cellules hypodermiques qui en sont dépourvues. La présence des enclaves pigmentaires ne modifie en rien les

autres caractères de l'élément, qui garde sa taille, son protoplasme clair et homogène, son noyau rond et central; elle ne modifie pas non plus les propriétés chitinogènes de la cellule : un peu avant la mue, on voit celle-ci se gonfler, devenir granuleuse et sécréter la couche nouvelle de chitine sans que les grains de pigment qu'elle contient aient disparu. Tous ces caractères opposent la cellule pigmentaire hypodermique des Araignées aux chromatophores, spécialisés dans leur morphologie et dans leur physiologie, qu'on rencontre chez d'autres groupes tels que les Hirudinées, les Crustacés, les Mollusques et les Vertébrés inférieurs. Par contre, les pigments contenus dans tous ces types d'éléments, à quelque classe zoologique qu'ils appartiennent, ont des analogies chimiques étroites.

On retrouve donc chez les Araignées :

1° Des pigments de la série mélanique dont la coloration assez variable peut aller du noir intense (*Aelurops insignita* Clerck, *Coelotes atropos* Walck.) à un brun rouge assez clair, dont la nuance varie à l'intérieur d'une même espèce (*Epeire diadème*), le mélanisme plus ou moins accusé étant un caractère individuel. Le pigment se présente sous forme de grains arrondis de 0,6 à 0,8 μ de diamètre. Leurs réactions chimiques générales, et en particulier leur extrême résistance aux solvants, attestent la nature mélanique de ces enclaves.

2° Des pigments dont la coloration varie du jaune clair au rouge et qui sont dissous par l'action prolongée de l'alcool. Ils doivent être rattachés à la série carotinoïde, c'est-à-dire à l'ancien groupe des lipochromes. Ce pigment existe sous forme de petits grains (0,5 μ de diamètre) individuellement assez pâles et un peu réfringents.

Il faut mettre à part un pigment de cette série découvert par RABAUD chez les Thomisides. Ce pigment s'oppose à tous les autres en ce qu'il ne prend pas la forme figurée, mais apparaît à l'état dissous dans les cellules. Son existence est intermittente et soumise à des conditions extérieures bien

étudiées par le même auteur. Ses caractères physiologiques et histologiques particuliers méritent qu'on lui consacre une étude spéciale dont les résultats seront publiés ailleurs.

3° Un pigment vert présent chez *Dictyna viridissima* Walck. et chez *Epeira cucurbitina* Clerck. Sa solubilité dans l'alcool, l'éther, me porterait à le ranger dans la série précédente; mais sa réaction en présence de l'acide sulfurique est assez particulière pour qu'elle oblige à le distinguer des pigments carotinoïdes; on voit en effet, après avoir plongé dans l'acide sulfurique pur un fragment bien vert d'hypoderme, le pigment diffuser sans changement de coloration à la suite de la destruction des cellules et former une traînée verte qui demeure un certain temps autour du fragment.

4° Enfin, nous retrouvons ici à l'état d'enclaves cristallines hypodermiques la guanine que nous avons déjà étudiée dans les culs-de-sacs diverticulaires et qui concourait déjà indirectement à donner une coloration blanche à l'animal. La guanine tégumentaire est rare, et ne s'observe guère que chez les espèces où la guanine diverticulaire est très développée (*Thomisus onustus* Walck., *Misumena vatia* Clerck). Les cristaux hypodermiques ont le même aspect et les mêmes propriétés chimiques que ceux des cellules diverticulaires; je n'y insiste donc pas.

Pour être complet en ce qui concerne les localisations pigmentaires des Araignées, il me faut ajouter que, d'une part, des granules colorés identiques à ceux des téguments peuvent se rencontrer quelquefois dans la couche chitino-gène des grosses trachées (*Epeira cornuta* Clerck, *Aeluropus insignita* Clerk) (figure XXIV); que, d'autre part, des pigments non figurés peuvent colorer de façon diffuse, les uns certaines soies (*Argiope fasciata*), les autres certains œufs, dont la couleur peut alors varier du jaune au rose.

Quelle est la signification physiologique des pigments

que je viens d'énumérer ? Ce qu'on peut en dire s'applique également à toutes les variétés que j'ai distinguées.

La pigmentation totale d'un animal subit au cours de la croissance une augmentation toujours notable, mais surtout frappante dans les premières semaines de la vie, puisque



FIGURE XXIV. — Grosse trachée pigmentée d'*Aelurops insignita*.
× 500.

beaucoup de jeunes Araignées naissent transparentes et prennent rapidement des colorations assez accentuées. Celles-ci ne représentent pas forcément d'emblée le type de l'adulte (*Epeire diadème*), bien que les dessins formés soient constants pour un âge donné, à l'intérieur d'une même espèce, mais chaque mue amène un renforcement du dépôt hypodermique. On est donc obligé de considérer la fonction pigmentaire comme une fonction d'accumulation.

D'autre part, la pigmentation n'est pas sous la dépendance directe de la nutrition; un animal qui jeûne ne perd ni n'accentue ses couleurs. On est par conséquent amené à faire dépendre la présence d'enclaves pigmentaires dans l'hypoderme du métabolisme endogène de l'animal.

Enfin, la fonction pigmentaire hypodermique peut être considérée comme une fonction excrétrice. En effet, non seulement la nature chimique de tous les pigments permet de le supposer, mais la preuve en est fournie par ce fait remarquable que la variété de mélanine qui pour une espèce donnée se dispose de préférence dans la couche tégumentaire est la même, y compris sa nuance, que celle à laquelle aboutissent les transformations ultimes d'une partie des matières alimentaires et qui donne à la masse des excréments sa coloration particulière, spécifique. Cette concordance est

vraie non seulement si on compare les espèces entre elles — ainsi les Thomisides blanches, dont l'hypoderme est absolument privé de mélanine, évacuent des excréments très peu mélanisés; les Thomisides brunâtres ont des excréments plus ou moins foncés — mais s'applique aussi aux variations individuelles qui donnent à une Araignée donnée une teinte plus ou moins rougeâtre ou plus ou moins noirâtre permettant de la distinguer de ses sœurs : les Epeires diadème ou cornues dont les colorations individuelles sont très différentes fournissent à cet égard une série d'exemples précis et faciles à observer. Il faut avoir soin d'éliminer au cours de cette appréciation l'influence qu'exerce sur la coloration totale des excréments la présence, souvent très abondante, de la guanine malpighienne. Ainsi une Araignée très foncée, dont les déchets d'origine digestive sont toujours presque noirs, peut fort bien, surtout en période de jeûne, émettre des excréments presque blancs ; un examen à la loupe de ceux-ci démontre que leur composition est à peu près uniquement malpighienne.

Je rappelle qu'au cours d'études antérieures sur la pigmentation des Vertébrés inférieurs, j'avais été amené aux mêmes conclusions que celles que je pose ici : la fonction pigmentaire est une fonction excrétrice en rapport avec le métabolisme endogène.

Les pigments représentent, chez les Aranéides, la seule excrétion cutanée, réserve faite de l'élimination de la vieille enveloppe de chitine lors de l'exuviation. En effet, et comme je le dirai plus loin (p. 154), on n'assiste jamais, ni pendant la mue ni en dehors d'elle, à aucune sortie appréciable de leucocytes, chargés ou non de déchets, à travers le tégument. D'autre part, je n'ai jamais observé non plus chez les Aranéides le curieux processus décrit par BONNET (1906) chez les Ixodes et selon lequel de la guanine filtrerait à l'état dissous à travers la chitine pour cristalliser à la surface du corps.

NEPHROCYTES

Les nephrocytes ou athrocytes, étudiés déjà par KOWALEWSKY (1892), puis BRUNTZ (1904), sont des éléments excréteurs disposés en amas symétriques qui occupent une partie notable du cephalothorax et qui forment accessoirement dans l'abdomen un petit îlot voisin des poumons.

CYTOLOGIE.

Un athrocyte (Planche IV, figure 23) est un grand élément (40 μ) de forme ovale, qui possède de un à trois noyaux centraux, toujours arrondis et de petite taille, privés de nucléole ou d'enclaves. Le protoplasme est peu dense et contient, d'une part, des enclaves arrondies, irrégulièrement réparties, peu nombreuses, peu colorables et peu distinctes, ayant de 1 à 3 μ de diamètre et qui sont sans doute de nature albuminoïde — d'autre part, des granules jaunâtres d'aspect cristallin, de 0,25 à 0,50 μ de diamètre, occupant en général la zone moyenne du cytoplasme. Leur abondance varie suivant les éléments sans aucune régularité; de deux cellules contiguës, l'une peut ne contenir que quelques grains et l'autre peut être occupée par un grand nombre d'enclaves cristallines, mais même dans ce dernier cas la partie périphérique de l'élément en est toujours presque complètement dépourvue. Ces enclaves ne sont certainement pas de par leurs réactions chimiques (insolubilité dans les acides et les bases étendus, etc...) formées de guanine, ni sans doute non plus d'acide urique, puisque l'hydrate de pipérazine ne les dissout pas.

Cette description des athrocytes s'applique aux Dipneumones, seules Araignées que j'aie pu étudier à ce point de vue. Peut-être les Tétrapneumones ont-elles des athrocytes très différents, car ni la figure que donne BRUNTZ chez *Atypus*, ni la description détaillée due à BERTKAU et concernant le même objet ne concordent avec rien de ce que j'ai vu. BERTKAU signale, en particulier, l'existence chez les animaux

âgés de cristaux en aiguilles ou en épieu, formés de phosphate de chaux, groupés en buissons qui sont quelquefois communs à plusieurs cellules. Ces figures, qui, me semble-t-il, ne peuvent guère échapper, ne se retrouvent chez aucun des genres que j'ai examinés.

RÉPARTITION.

Elle présente de grandes variations spécifiques. C'est certainement pour cette raison que les descriptions de BRUNTZ, portant principalement sur les genres *Epeira* et *Atypus*, ne concordent pas absolument avec les miennes, faites sur *Tetragnatha extensa* L. et *Amaurobius similis* Blackwall.

Dans tous les cas, la localisation est pratiquement limitée au cephalothorax et surtout à la moitié antérieure de celui-ci. Les cellules occupent presque complètement la région rostrale et abondent jusque dans les maxilles et dans les palpes.

Chez les animaux étudiés par BRUNTZ les athrocytes dominent surtout dans la partie ventrale du cephalothorax et y forment quelquefois cinq à six couches cellulaires séparant le système nerveux de l'épithélium tégumentaire. En s'étendant sur les bords latéraux du cephalothorax, les bandes excrétrices s'amincissent progressivement. Bientôt on ne trouve « que des cellules éparses disséminées sans ordre au milieu de faisceaux musculaires et qui ne s'étendent jamais jusque sous l'épithélium de la face dorsale. »

Chez les Araignées que j'ai examinées, au contraire, j'ai constamment vu la disposition inverse : les athrocytes prédominent dans la région dorsale et recouvrent le tissu nerveux de plusieurs couches de cellules atteignant le tégument (figure XXV). En outre, les athrocytes entourent quelquefois (Drassides) l'aorte céphalique, alors que chez l'*Epeira* ils sont peu nombreux dans cette région.

Les nephrocytes abdominaux étaient jusqu'ici passés inaperçus. Je ne saurais m'en étonner puisque, au début de mes examens, je ne les avais pas remarqués, et qu'il faut une observation très patiente pour les déceler. Ils sont, en

effet, fort peu nombreux; et peuvent, dans certains cas, n'être représentés que par cinq ou six cellules. Je crois cependant leur existence très générale, car je les ai retrouvés chez toutes les espèces que j'ai pu soigneusement examiner à ce

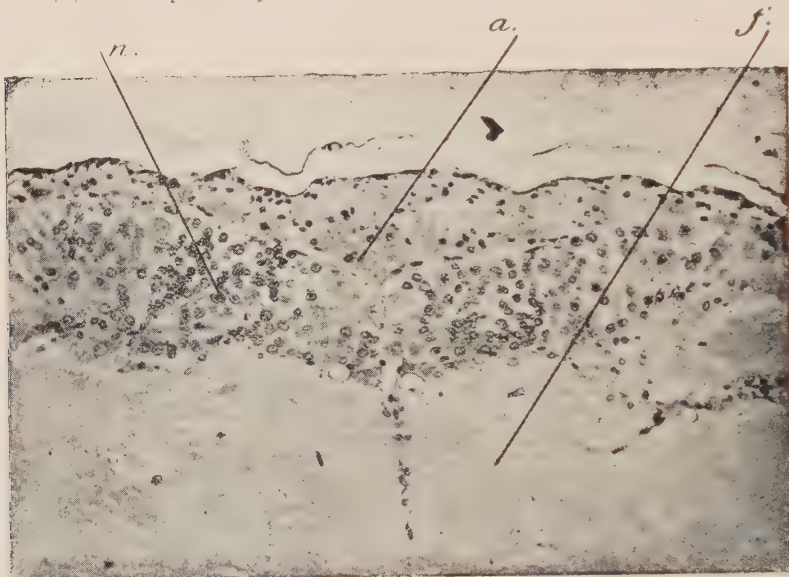


FIGURE XXV. — Cephalothorax d'*Ananturobius similis*. Coupe transversale : région médiane supérieure. $\times 150$.

f : fibres nerveuses.

n : cellules nerveuses.

a : nephrocytes disposés sur plusieurs rangs au-dessus des éléments nerveux.

point de vue : *Tetragnatha extensa* L.; *Epeira dromedaria* Walck., *Epeira diademata* Clerck, *Aelurops insignita* Th., etc... Ils sont toujours situés au bord antérieur de la lacune pulmonaire; selon les espèces, leur position est plus ou moins dorsale.

Quelle que soit leur localisation, les athrocytes baignent plus ou moins largement dans les lacunes sanguines, ce qui explique la présence fréquente de leucocytes à leur voisinage.

ORIGINE.

J'ai malheureusement peu de faits positifs à apporter sur

ce sujet. Les athrocytes ne m'ont jamais paru se diviser ni par mitose ni par amitose; même en période de mue, pendant laquelle je les ai attentivement étudiés, je n'ai jamais vu que des noyaux absolument au repos et parfaitement ronds. L'état presque constamment multinucléé des cellules force cependant à admettre que des divisions s'y produisent à un moment quelconque de leur vie. Sans doute ont-elles lieu très précocement et les pièces relativement âgées que j'ai observées ne pouvaient-elles plus les montrer. D'ailleurs, c'est chez les jeunes Chenilles d'Hyponomeutes ou de Bombyx venant d'éclore que HOLLANDE (1923) a constaté, après VERNON (1892), l'existence fréquente de mitoses dans les cellules péricardiales, qui sont assez comparables aux athrocytes.

KOLLMANN (1908) a fait dériver les athrocytes des leucocytes. Rien ne me permettrait de douter de cette origine si j'avais pu constater sur mon matériel les formes de transition nécessaires : le fait de ne les avoir point vues m'oblige à réserver mon opinion.

PHYSIOLOGIE.

Le rôle excréteur des athrocytes est démontré par un double fait; l'un, expérimental, consiste dans la fixation électrique de carminate d'ammoniaque injecté; l'autre, physiologique, se traduit par l'élaboration puis l'élimination d'encaves de déchet.

Lorsque l'on injecte du carminate d'ammoniaque ⁽¹⁾ à une Araignée, on voit au bout d'un temps variable — de quelques heures à une journée — les athrocytes se charger de grains de carmin. Ceux-ci restent accumulés plusieurs semaines dans les cellules et disparaissent ensuite. Je n'insiste pas sur ces faits bien connus dans de nombreux groupes et déjà observés par BRUNTZ chez les Araignées. J'ai remarqué, après HOLLANDE (1923), que le carminate d'ammoniaque à doses suffisamment concentrées permet d'obtenir une colora-

(1) La technique que j'ai utilisée est la technique classique : voir, par exemple, le *Précis de Microscopie*, de LANGERON, p. 808 (Masson, 1921).

tion vitale à la fois intense et élective des fibrilles conjonctives.

Les athrocytes ont normalement pour fonction l'élaboration des petites enclaves jaunâtres contenues dans leur cytoplasme. Ces enclaves ne s'accumulent que temporairement dans l'élément, comme en témoignent l'absence de cellules totalement remplies et le fait que la densité des grains n'augmente pas avec l'âge du sujet. Elles sont donc éliminées, sûrement sous une forme soluble, très probablement par la voie sanguine puisque les athrocytes baignent toujours plus ou moins largement dans les lacunes.

La richesse en enclaves des athrocytes est indépendante des conditions alimentaires. Elle est variable d'un élément à l'autre, chacun d'eux paraissant fonctionner individuellement.

KOLLMANN a attribué aux athrocytes un rôle particulier au cours de la mue : j'exposerai plus loin (p. 156) les nombreuses raisons qui m'empêchent d'y croire.

TISSU INTERSTITIEL

DÉFINITION ET ANATOMIE

J'appelle tissu interstitiel un tissu d'origine mésodermique qui, anatomiquement, unit entre eux les diverticules intestinaux de l'abdomen ou ceux du cephalothorax, et qui, physiologiquement, remplit des fonctions complexes lui donnant une importance considérable.

Ce tissu avait été désigné jusqu'à présent sous les termes les plus divers : WASMANN et TREVRANUS lui appliquent la dénomination de « corps adipeux »; BERTKAU (1884-1885) l'appelle « tissu de remplissage » puis tissu interstitiel; VOGT et YUNG (1889), dans leur *Traité d'Anatomie comparée*, le nomment « enveloppe péritonéale »; SCHIMKEWITSCH, puis BERNARD (1893) en font « la couche des cellules péritonéales »; BERLESE (1889) le « parenchyme entourant les lobules hépatiques »; OETCKE (1912), enfin, le « tissu conjonctif ». J'ai repris pour mon propre compte le terme de tissu interstitiel (*Zwischengewebe*) adopté par BERTKAU, à la fois pour des raisons de priorité et parce qu'il évoque mieux que tout autre la situation topographique du tissu en question.

Le tissu interstitiel cephalothoracique est identique cytologiquement et fonctionnellement à celui de l'abdomen et présente toujours le même aspect que ce dernier; la seule différence que l'on puisse relever entre eux est que seul le tissu abdominal contient les ramifications malpighiennes, qui ne pénètrent jamais dans le thorax.

Le tissu interstitiel thoracique n'a qu'une importance volumétrique minime; ce fait correspond au faible développement des diverticules intestinaux thoraciques par rapport à la masse énorme des diverticules de l'abdomen.

Il importe de distinguer, afin d'éviter les erreurs dans lesquelles plusieurs auteurs sont tombés, le tissu interstitiel cephalothoracique de ce qu'on a appelé le « tissu conjonctif », ou tissu athrocytaire, ou tissu lacunaire (BERTKAU, RAY LANKESTER), situé comme le premier dans le cephalothorax, mais n'apparaissant nulle part ailleurs, sauf en un point très localisé du bord de la lacune pulmonaire, et qui non seulement a une structure très différente de celle du tissu interstitiel, mais n'affecte aucun rapport topographique avec l'intestin; on l'observe en effet presque exclusivement au voisinage des ganglions nerveux. Une description de ce tissu a trouvé sa place au chapitre de l'excrétion (p. 104).

Le tissu interstitiel est constitué par un système de travées à l'intérieur desquelles cheminent les tubes ramifiés de Malpighi, et accessoirement aussi des vaisseaux sanguins. Ces travées s'insinuent entre les diverticules intestinaux, dont elles sont séparées par une membrane propre diverticulaire; elles isolent par conséquent complètement les ramifications intestinales les unes des autres. Cette disposition est constante dans tous les groupes. Au contraire le revêtement sous-hypodermique de la masse diverticulaire intestinale par le tissu interstitiel a une existence variable suivant les espèces : tantôt il manque complètement et les travées interstitielles qui abordent normalement la paroi s'y insèrent sans la doubler ; tantôt elles s'y réfléchissent et entourent les culs-de-sacs superficiels d'une couche mince et continue.

HISTORIQUE

Cet historique sera court par suite de l'absence de tout travail directement consacré au tissu interstitiel. Je me contenterai de résumer ici les brèves indications éparses dans la littérature. Toutes proviennent de mémoires dont l'objet

principal était la digestion et qui par conséquent nous sont déjà connus. Leurs auteurs ne se sont préoccupés qu'en passant du tissu interstitiel. Tout au plus avaient-ils pu entrevoir certaines de ses fonctions.

BERTKAU (1884 et 1885), étudiant le premier les éléments interstitiels, indique que ceux-ci présentent des variations corrélatives de l'état de nutrition de l'animal, mais la courte partie de son mémoire qui traite de l'aspect et des propriétés chimiques des enclaves est bien peu utilisable.

Du travail de BERLESE (1899), travail général auquel j'ai fait maintes fois allusion, ne saurait être retenu au point de vue qui m'occupe que cette opinion intéressante que le « parenchyme entourant les lobules hépatiques » élabore des produits de déchet avec participation probable du noyau. Mais l'auteur estime à tort que les enclaves sont de nature guaninique.

OETCKE (1912) confirme, sans le préciser d'ailleurs beaucoup, le rôle excréteur du tissu interstitiel entrevu par BERLESE, mais il décrit les enclaves de façon encore très inexacte.

Enfin, dans le *Handbuch der vergleichenden Physiologie*, EHRENBERG (1913) a manifestement confondu tissu interstitiel et tissu athrocytaire du cephalothorax; aussi ses descriptions sont-elles inutilisables ici.

CYTOLOGIE

Un histologiste qui examine pour la première fois le tissu interstitiel des Aranéides et qui choisit pour les comparer deux préparations appartenant à des animaux différents, fussent-ils de même espèce, a fréquemment la surprise d'observer deux tissus dont l'aspect, même en des régions homologues, est foncièrement différent. Ici l'on voit de minces travées syncytiales, parsemées de petits noyaux ovales et dont le protoplasme ne contient que quelques rares enclaves réfringentes. Là on observe de grosses cellules bien limitées, dont le noyau énorme, très chromatique, s'entoure d'un

protoplasme distendu par de très grosses enclaves basophiles. Des examens plus nombreux confirment et même renforcent cette impression première et permettent d'assigner au tissu interstitiel un caractère fondamental très frappant. c'est un tissu très actif, dont les variations fonctionnelles entraînent des modifications remarquables de l'aspect morphologique — en même temps qu'une concordance absolument constante de toutes les préparations provenant d'un même individu montre le synchronisme du fonctionnement de ce tissu dans toute la masse abdominale. De sorte que malgré sa dispersion anatomique il peut être considéré comme un véritable organe.

L'exposition méthodique des aspects variés que présente le tissu interstitiel se heurte à de graves difficultés. Elles tiennent en premier lieu à l'intensité même des variations qui font passer le tissu du type syncytial au type cellulaire, d'un état à gros noyau turgescent à un état à petit noyau au repos, d'un état riche en enclaves graisseuses à un état riche en substances de déchet, etc... D'autre part, et surtout, chacun de ces caractères évolue en apparence pour son propre compte, et à part certaines incompatibilités constantes entre tel aspect du noyau et la présence de tel type d'enclaves, etc., etc., toutes les combinaisons concevables peuvent se trouver réalisées. Je ne puis donc guère ici, comme je l'ai fait antérieurement pour la digestion, faire succéder à une description analytique forcément un peu sèche de formes nucléaires ou de types d'enclaves une série d'images synthétiques plus proches de la réalité.

Le seul lien que je tenterai d'établir entre les divers éléments de ma description sera donc très général, et d'ordre physiologique.

Je vais étudier successivement et isolément l'état cellulaire, le noyau, le protoplasme et ses enclaves.

I. — ÉTAT CELLULAIRE.

Je distinguerai, un peu schématiquement peut-être, quatre

types principaux de tissus suivant le degré d'individualité cellulaire :

1° Il y a dissociation presque totale des éléments dont les contours polygonaux sont parfaitement isolés les uns des autres; ils forment des figures de pavage assez régulières. (Planche IV, figure 32.) Ce type correspond toujours à un état défini du protoplasme que je décrirai plus loin.

2° Les cellules, étroitement juxtaposées, mais d'un contour bien net, forment des travées continues.

3° Les limites cellulaires ont disparu; les travées sont donc formées par un syncytium: elles sont épaisses, en général chargées d'enclaves, parsemées de noyaux d'aspect variable (Cf. plus loin).

4° L'état syncytial s'accompagne d'un amincissement (Planche IV, figure 33) parfois extrême des travées, et tel que les noyaux quoique petits et allongés y forment fréquemment saillie sur les deux bords.

II. — NOYAU.

Les variations considérables d'aspect du tissu interstitiel au cours de son fonctionnement portent en partie sur le noyau, dont le caractère le plus constant, à travers des modifications considérables de taille, de forme et de constitution, est une chromaticité marquée, qui permet souvent à elle seule de le distinguer des noyaux diverticulaires ou malpighiens du voisinage.

Le noyau interstitiel est de taille variable quoique le plus souvent très grande (jusqu'à 15 μ). Le rapport de ses dimensions extrêmes, calculé en fonction de la longueur du plus grand diamètre, est d'environ 1 à 3. Ces variations affectent le rapport nucléoplasmique de façon considérable. Elles ne se rattachent pas de façon évidente à un état physiologique particulier. La taille du noyau est indépendante de l'état cellulaire ou syncytial du tissu. Fait digne de remarque, ce sont les plus gros noyaux qui se colorent le plus intensément, et d'une façon qui semble traduire une richesse particulière en acide nucléique.

Le noyau contient habituellement un nucléole plasmatique

dont l'activité élaboratrice semble à peu près ininterrompue. Lorsque son volume augmente, il tend à abandonner sa situation plus ou moins centrale et en même temps qu'il acquiert une réfringence particulière il se rapproche de la membrane et la traverse. A ce moment se reconstitue un nouveau nucléole qui subit la même évolution.

La division nucléaire indirecte ne me paraît pas exister. Au contraire, de nombreuses figures d'étranglement, de lobulation nucléaires m'autorisent à penser à une multiplication directe habituelle des cellules interstitielles.

III. — PROTOPLASME.

Les variations fonctionnelles qui atteignent le cytoplasme, de façon encore plus frappante que les autres constituants de la cellule, portent à la fois sur le protoplasme proprement dit et sur la nature et l'abondance des enclaves qu'il contient. En ce qui concerne le protoplasme je distinguerai ici encore, pour la clarté de l'exposition, quatre types : les trois premiers coïncident avec l'état cellulaire; le dernier avec l'état syncytial. Voici leur description :

a) Un type de protoplasme abondant, dense, pauvre en enclaves, très basophile, d'une basophilie si rapprochée de la colorabilité nucléaire qu'à un faible grossissement le tissu interstitiel s'oppose aux diverticules intestinaux voisins par une hématéphilie massive générale de ses travées, si nette

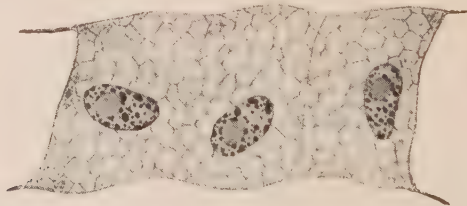


FIGURE XXVI. — Tissu interstitiel, à l'état « spongieux ». Le protoplasme forme des mailles circonscrivant des enclaves grasses dissoutes.

Coelotes atropos. × 1200.

qu'elle rend des services pour un examen topographique. (Planche IV, figure 32.)

b) Un type de protoplasme spongieux réduit à des mailles

circonscrivant de nombreuses vacuoles (fig. XXVI). Par des fixateurs appropriés celles-ci se montrent occupées par des enclaves graisseuses.

c) Un type où le protoplasme ne forme qu'une mince bande doublant la membrane : la presque totalité de l'élément est envahie par une énorme vacuole. Aucune méthode ne m'a permis d'y déceler et d'y caractériser une substance quelconque.

d) Un type de travées syncytiales où le protoplasme légèrement basophile est d'épaisseur très variable; lorsqu'il est très réduit il ne contient que des enclaves réfringentes; lorsqu'il est plus abondant il peut renfermer en outre des sphérules graisseuses.

Avant d'aborder l'étude des enclaves, je signale que le chondriome est représenté dans les cellules interstitielles par des mitochondries d'abondance variable, régulièrement réparties dans les types a) c) et d), et semées dans les mailles protoplasmiques du type b). Je puis dire dès maintenant que leur rôle dans la cellule paraît se limiter à l'élaboration des enclaves graisseuses.

IV. — ENCLAVES.

1° Les plus importantes, tout au moins par leur volume et par l'intensité de leurs variations, sont les enclaves graisseuses. Selon l'état de la nutrition, elles sont complètement absentes — ou représentées par quelques fines gouttelettes éparses dans le protoplasme — ou constituées par une masse énorme de gouttes petites et moyennes, n'ayant aucune tendance à confluer. Les cellules interstitielles ne sont donc pas comparables aux éléments graisseux des Vertébrés, dont l'image classique en ballon n'est jamais représentée. Le noyau des cellules des Araignées les plus chargées de graisse n'est jamais rejeté en disque à la périphérie, mais garde en général sa situation centrale.

Les enclaves sont presque toujours formées de graisses non saturées noircissant par l'acide osmique. Sur des pièces imprégnées par ce fixateur et provenant d'animaux surali-

mentés le tissu interstitiel se voit à faible grossissement sous forme d'épaisses travées noires circonscrivant les diverticules intestinaux restés clairs.

Quelquefois, mais rarement, se trouvent mêlées à la graisse des gouttelettes lipidiques.

La participation du chondriome à la formation des gouttelettes graisseuses est très vraisemblable. Cette interprétation repose sur des images assez convaincantes qui montrent de très jeunes enclaves grasses encore entourées d'une écorce que mettent en évidence les méthodes classiques de coloration du chondriome.

2° Aux enclaves graisseuses s'opposent d'autres enclaves, remarquablement réfringentes, dont la présence est presque constante dans le tissu interstitiel. Leur origine nucléaire ne peut faire aucun doute : ce sont elles dont il a été question à propos du nucléole; des images de la plus grande netteté montrent, après leur élaboration à partir de ce dernier, leur sortie hors du noyau, à l'un des pôles duquel elles persistent quelque temps, disposées en petit amas ou en chaînettes de deux ou trois granules. (Planche IV, figure 33.) On les voit quelquefois aussi confluer et former des masses plus ou moins grosses (jusqu'à 12 μ). Cette disposition est particulièrement fréquente chez *Amaurobius*.

Nous retrouvons donc ici un exemple frappant de la participation active du noyau aux processus sécréteurs aboutissant à l'émission de corps figurés dans le protoplasme. La réalité de ces faits, si discutés sur les objets où ils étaient d'une observation difficile, ne peut plus être mise en doute par quiconque a eu sous les yeux une de ces préparations favorables où les images de sortie se comptent par dizaines.

A la sortie du noyau l'enclave réfringente, qui a gardé la taille du nucléole, peut conserver cette dimension très longtemps et ne modifier en rien son aspect. Le plus souvent on assiste à une augmentation de son diamètre, qui paraît correspondre à la formation, à sa surface, de lames concentriques de même substance. Ces lames tirent évidemment leur origine du protoplasme, qui se montre ainsi capable d'une activité élaboratrice de même nature que celle du noyau et

ayant un résultat chimique identique. Cette curieuse complication du fonctionnement cellulaire méritait d'être signalée et s'ajoute aux exemples analogues déjà connus.

Dans quelques cas, on voit apparaître au centre des boules réfringentes un ou deux petits grains ayant des propriétés optiques différentes; ils semblent cristallins. Ils possèdent un contour noirâtre; leur nature et leur signification, sans doute secondaires, me sont également inconnues.

Les boules réfringentes ont, comme leur nom l'indique, un aspect optique très particulier qui les fait reconnaître immédiatement sur les coupes non colorées, et qui unirait paradoxalement l'apparence grasse de la goutte d'huile à la rigidité d'un corps vitrifié. Sur ces mêmes coupes, elles sont incolores ou faiblement jaune verdâtre. Elles prennent les colorants acides, et parmi eux particulièrement l'acide picrique et la fuchsine. La picricophilie est si marquée que sur les pièces fixées au liquide de Bouin, par exemple, les boules restent jaunes après lavage soigné et après toutes les colorations, sauf cependant les colorations à base de fuchsine.

Leurs propriétés chimiques essentielles consistent dans une extrême résistance aux solvants.

Après avoir constaté leur insolubilité dans l'eau chaude, les alcools, l'éther sulfurique, le toluène, l'acétone, la benzine, les acides minéraux et les bases étendus, j'ai utilisé les acides minéraux concentrés. L'action de l'acide sulfurique pur, prolongée jusqu'à destruction complète des coupes, laisse les boules, jusqu'au dernier moment, absolument intactes.

Dans les mêmes conditions, l'acide chlorhydrique fumant les allère (aspect gonflé, limites imprécises, apparition non constante de couches concentriques, perte de la réfringence) et modifie leur colorabilité ultérieure : d'acidophiles qu'elles étaient elles deviennent fortement hématéophiles. Les acides organiques, et entre autres l'acide oxalique, respectent intégralement les boules.

J'ai essayé l'action des bases concentrées. La soude à 30 %, employée à 40°, ne dissout pas les enclaves ainsi qu'on peut s'en assurer en suivant sur une coupe les progrès de

l'action du solvant, tant que celle-ci est encore topographiquement lisible. Si on colore, après avoir pris les précautions nécessaires, une coupe sortie du réactif sodique un peu avant sa destruction complète, on observe (par Hémalun-fuchsine acide-jaune de Mars) que les boules ont cessé de retenir la fuchsine pour se teinter en violet pâle. En outre, leur réfringence a diminué. Quoique non dissoutes, elles ne peuvent par conséquent plus être considérées comme intactes.

J'ai utilisé l'oxyde de cuivre ammoniacal (liqueur de Schweizer) même à 40° pendant plusieurs heures, sans obtenir d'attaque des enclaves.

La teinture d'iode (à 10 %) ne fait que jaunir les boules de façon banale.

Les solutions concentrées de pipérazine se montrent absolument sans action sur elles.

En traitant par le chlorure de Zinc des coupes préalablement plongées dans le liquide de Lugol, j'ai vu, au niveau de la plupart des enclaves, se former un anneau grisâtre qui persiste tant que la préparation baigne dans la solution de chlorure de Zinc, mais qui disparaît par lavage à l'eau; ce lavage rend aux enclaves leur apparence normale et leurs affinités colorantes habituelles.

J'ajoute enfin que les enclaves ne réduisent pas l'acide osmique.

L'ensemble de ces réactions permet de tirer les conclusions suivantes :

Les enclaves ne sont certainement pas formées de guanine, comme BERLESE (1899) et OETCKE (1912) l'avaient soutenu.

Elles ne sont pas davantage constituées par une forme insoluble de glycogène, comme BERTKAU (1884) l'avait d'abord pensé, ni, comme je l'avais supposé moi-même à un certain moment, d'une substance voisine de l'amyloïde — celle-ci étant, on le sait, très résistante aux agents chimiques — car quoi qu'en dise BERTKAU la réaction caractéristique par l'iode est toujours négative.

Parmi les corps auxquels on doit penser à cause de leur extrême résistance, il faut certainement éliminer l'acide

urique, puisqu'aucune dissolution des enclaves ne se produit par l'action de l'acide sulfurique concentré, ni par celle de la pipérazine. Il ne semble pas non plus qu'on puisse penser à la chitine comme constituant des boules, car je n'ai pas obtenu, après traitement successif par le Lugol et le chlorure de Zinc, la coloration violette caractéristique. Mais la difficulté d'obtenir cette réaction en d'autres circonstances fait qu'on ne peut tirer d'un résultat négatif aucune conclusion ferme. La nature chitineuse des boules ne peut donc être considérée comme tout à fait hors de cause.

En utilisant la méthode de Röhde, établie pour la mise en évidence du calcaire dans les tissus et qui, comme on sait, consiste à traiter les préparations par l'acide oxalique pur ou à 50 % 1 heure environ à 37°, puis à les porter 5 minutes dans une solution aqueuse d'hématoxyline à 1 % et à différencier par de l'eau légèrement ammoniacale, j'ai obtenu une coloration noire violacée extrêmement marquée et parfaitement élective des enclaves.

En présence de ce résultat très nettement positif et malgré les réserves que l'on peut peut-être faire sur la signification chimique précise de la réaction, j'étais obligé d'envisager de près la possibilité que les boules fussent de nature calcaire. Elles ne pouvaient être constituées par les sels, carbonate ou phosphates, qu'on rencontre le plus fréquemment dans les tissus. Le carbonate se montre en effet très attaquable. Les phosphates, quoique plus résistants, sont cependant facilement dissous par les acides minéraux concentrés; d'ailleurs, pour les mettre en évidence, j'avais pratiqué la réaction de Kossa (traitement par une solution de nitrate d'Argent à 1 ou 2 % pendant 5 minutes, puis réduction par une solution de pyrogallol), mais je n'avais obtenu aucune coloration noire au niveau des boules. Ces résultats me permettent de ne pas tenir compte de l'opinion de BERTKAU (1885) qui a cru, sans d'ailleurs motiver suffisamment son dire, les enclaves constituées par du phosphate de Calcium. Celles-ci auraient pu, de façon plus vraisemblable, être formées de sulfate de Calcium : on sait en effet la grande résistance de ce sel aux bases et aux acides. Il ne peut cependant en être question ici, car bien que peu soluble dans l'eau (2 0/00), il l'est

cependant beaucoup trop pour qu'une coupe placée 24 heures sur l'étuve dans un grand cristalliseur ne perde pas ses enclaves; or les coupes ainsi traitées les conservent intégralement.

Aucune autre combinaison minérale de Calcium ne peut correspondre aux caractères d'extrême résistance que manifestent les boules étudiées. Leur aspect vitreux fait d'ailleurs plutôt penser à un corps organique qu'à un corps minéral.

Tant de réactions négatives, les unes très significatives, les autres plus incertaines, n'ont donc réussi qu'à rétrécir considérablement le champ des hypothèses, mais sans me faire aboutir pour le moment à une détermination précise.

3° Le tissu interstitiel, en plus des enclaves graisseuses et des boules réfringentes, contient encore dans des cas assez rares des inclusions tout à fait particulières que je ne puis désigner sous un terme plus précis que celui d'enclaves albuminoïdes. Ce sont des ovoïdes de très grande taille (jusqu'à 24 μ) pouvant occuper la presque totalité de l'élé-

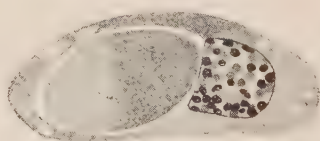


FIGURE XXVII. — Cellule interstitielle de *Salticus scenicus* contenant une grosse enclave albuminoïde. $\times 1000$.

ment. Elles sont basophiles et ont un aspect poussiéreux particulier (figure XXVII). Elles présentent assez faiblement les réactions xanthoprotéique et de Millon. Elles ont très probablement une composition complexe, dans laquelle les matières albuminoïdes n'entrent que pour une certaine part, et ne représentent peut-être pas l'élément le plus important.

La présence de ces formations coïncide toujours avec l'état cellulaire et avec l'existence d'un noyau de grande taille qui contient presque constamment une grosse enclave acido-phile. Cette dernière ne manifeste aucune tendance à sortir du noyau.

Les enclaves albuminoïdes apparaissent sous forme de petites boules poussiéreuses ayant déjà toutes les propriétés signalées et que l'on voit grossir peu à peu. Le terme de leur évolution paraît être dans une sorte de fonte qui atteint d'abord leur centre : la substance granuleuse y est remplacée par une vacuole à bords indistincts; puis cette vacuole croît progressivement jusqu'à ne laisser subsister à son pourtour qu'une mince couronne de substance. Celle-ci disparaît à son tour; à ce moment, et par un mécanisme inverse, la vacuole se résorbe, et la cellule, diminuée de volume, revient à un état identique à l'état initial.

La fonte que je viens de décrire n'atteint pas seulement les très grosses enclaves granuleuses, mais aussi celles de taille moyenne, et le phénomène est synchrone pour la plupart des éléments interstitiels d'un animal donné.

4° Le tissu interstitiel contient enfin des enclaves ferrugineuses mises en évidence par la méthode du bleu de Prusse. Elles ne paraissent exister que lorsque le tissu est à l'état syncytial et leur présence coïncide presque constamment avec celle des petites sphères réfringentes picricophiles que j'ai précédemment décrites (p. 116). Les enclaves ferrugineuses sont toujours arrondies, bien limitées, de petite taille; elles peuvent se trouver contenues soit dans le protoplasme, soit dans le noyau.

Dans le noyau, l'enclave, unique, mais qui peut d'ailleurs voisiner avec une enclave réfringente, se trouve en général située à l'un des pôles et parfois même est accolée à la couronne périphérique de chromatine.

Dans le cytoplasme, plusieurs enclaves sont, en général, réunies, contiguës. Situées au voisinage du noyau, elles se disposent en amas ou en chapelets qui paraissent témoigner d'émissions successives. Je considère celles-ci comme logiquement certaines. Mais je n'ai pu rencontrer jusqu'ici la pièce favorable qui me montre des images de sortie incontestables hors du noyau.

Les enclaves graisseuses, réfringentes, albuminoïdes et ferrugineuses que je viens de décrire sont les seules que j'aie

observées dans le tissu interstitiel des Aranéides. Elles ne s'y trouvent d'ailleurs pas forcément toutes représentées chez un même animal; la prédominance de l'une d'entre elles peut servir à caractériser l'état fonctionnel de l'échantillon considéré.

L'étude d'ailleurs brève que OETCKE (1912) consacre aux enclaves interstitielles ne s'accorde guère avec les descriptions précédentes. Car s'il a vu des « gouttes verdâtres » (que j'ai appelées ici sphères réfringentes), il identifie toutes les autres enclaves qu'il a trouvées à celles qu'il a observées dans les cellules intestinales : le tissu interstitiel contient à ses yeux les boules alimentaires et les cristaux caractéristiques de la cellule digestive. Je m'élève absolument contre une telle assimilation, contredite par toutes les études chimiques et morphologiques que j'ai pu faire; elle ne peut reposer à mon avis que sur des erreurs topographiques, qui ont fait considérer à l'auteur comme interstitiels des éléments diverticulaires intestinaux, peut-être coupés obliquement.

BERTKAU (1884) signale l'existence dans le tissu interstitiel d'*Atypus* de deux curieuses formations que je n'ai pu retrouver chez aucun autre genre. Il décrit en premier lieu parmi les éléments interstitiels péricloacaux des cellules qui contiennent de nombreux cristaux disposés en buissons; en second lieu, il signale au voisinage immédiat de l'intestin postdiverticulaire des groupes de quatre à cinq cellules lumière intestinale et produisant sans doute l'enveloppe ayant des propriétés glandulaires, communiquant avec la transparente qui entoure les boules fécales.

Je n'ai pu malheureusement observer moi-même ces dispositions aberrantes, faute d'avoir pu me procurer d'exemplaire d'*Atypus*.

HISTO-PHYSIOLOGIE

L'étude morphologique qui précède permet à la fois de prévoir et d'établir la complexité des fonctions dont le tissu interstitiel est le siège. Devant l'abondance et la variété des

types d'enclaves, des aspects nucléaires et cytoplasmiques; le premier souci est d'isoler les images indépendantes et d'établir des cycles groupant celles qui sont de même nature. C'est là une besogne ardue et si je suis parvenu à isoler nettement certaines fonctions et à sérier toutes les images qui s'y rapportent, j'ai dû me résigner à en laisser d'autres ininterprétées, qui correspondent à des fonctions complexes qu'on peut à peine soupçonner. La difficulté de l'étude histophysiologique du tissu interstitiel des Araignées est tout à fait comparable à celle que rencontrerait un chercheur qui — avec les moyens techniques actuels, mais ne connaissant rien des travaux faits sur le sujet par les générations précédentes — aborderait directement l'étude du foie des Vertébrés. Si je nomme ici le foie, ce n'est pas par un désir inutile ou dangereux d'établir des homologues d'organes entre les animaux supérieurs et les Invertébrés, mais avec l'intention de rapprocher deux types de cellules à fonctions complexes, assurées par le même élément de façon tout à fait indépendante les unes des autres. Les auteurs anciens qui ont voulu retrouver chez les Araignées un organe qu'ils pussent nommer hépatique auraient été mieux inspirés d'appliquer cette désignation au tissu interstitiel plutôt qu'aux diverticules intestinaux dont le rôle absorbant et glandulaire est essentiellement digestif.

RÔLE DE RÉSERVE.

1° Ce rôle est évident en ce qui concerne les graisses, dont l'accumulation ou l'utilisation dépendent très régulièrement des conditions de nutrition et de leurs variations expérimentales, telles que le jeûne (figure XXVIII) et la suralimentation. Un peu d'habitude permet de prévoir l'état plus ou moins grasseux du tissu interstitiel chez un animal dont on a observé la vie depuis un certain temps. Dans cette prévision, il faut, comme je le redirai en traitant du métabolisme tenir compte d'autres facteurs tels que celui d'espèce, d'état génital, qui règlent la consommation des matières grasses.

2° Ce rôle d'organe de réserve n'apparaît pas nettement en ce qui concerne les autres substances susceptibles d'être accumulées. Je n'ai jamais pu mettre en évidence de fixation de sucre alimentaire sous forme de glycogène; la réaction



FIGURE XXVIII. — Travée interstitielle d'un *Thomisus onustus* a jeun : état syncytial, pas d'enclaves graisseuses.

Comparer et opposer à la figure XXVII. Remarquer les cristaux de guanine dans les cellules intestinales adjacentes.

Liquide de Duboscq-Brazil. $\times 500$.

à l'iode, la coloration par la safranine (méthode de Fischer), ou par le carmin de Best, pratiquées sur le tissu interstitiel ont toujours été négatives entre mes mains.

Le rôle fixateur de matières albuminoïdes est bien douteux. On sait d'ailleurs à quelles difficultés se sont heurtés ceux qui ont essayé d'obtenir des images convaincantes de cette fixation dans le foie des Mammifères. J'avais été tenté au début de mon étude de considérer comme des réserves les enclaves albuminoïdes des Araignées. Des observations attentives m'y ont fait renoncer ; en effet, d'une part ces enclaves ne s'observent que sur un nombre très faible de pièces, d'autre part, lorsqu'elles existent, toujours très abondantes et en majorité de grande taille, l'animal considéré n'a pas forcément été sacrifié en état de suralimentation; le fait qu'elles ne coïncident jamais avec des enclaves graisseuses pourrait faire penser que leur présence est due à un processus exceptionnel par lequel les réserves alimentaires albuminoïdes se substituent aux réserves grasses. Ce processus serait peut-être plus fréquent chez certaines espèces telles que *Salticus scenicus* Clerck, dont le régime alimentaire paraît d'autre part tout à fait banal. Ce sont là des hypothèses que je donne pour ce qu'elles valent.

3° OETCKE a conçu d'une façon très personnelle, et bien éloignée du point de vue que je viens d'exposer, le rôle accumulateur de réserves du tissu interstitiel. Cet auteur a cru, nous l'avons dit, retrouver dans le tissu les mêmes boules alimentaires qu'on voit dans les cellules intestinales au début de la digestion. Il interprète son observation comme le témoignage d'une immigration des enclaves alimentaires, lorsqu'elles sont trop abondantes, hors de la cellule intestinale vers le tissu interstitiel qui les accumule telles quelles, et les garde intactes dans son protoplasme. Lorsque les éléments digestifs, ayant terminé leur tâche, sont prêts à accueillir de nouveaux matériaux alimentaires, ils reçoivent les boules que leur restitue le tissu interstitiel et les transforment.

L'in vraisemblance d'une hypothèse qui confie à ce tissu un rôle passif de garde-manger par rapport à des matériaux nutritifs à peine transformés serait à souligner si je n'avais fait déjà justice de l'observation erronée sur laquelle elle repose.

RÔLE EXCRÉTEUR.

Ce rôle a été attribué avant moi au tissu interstitiel par BERLESE et par OETCKE, qui considéraient les enclaves réfringentes comme guaniniques ou tout au moins comme puriques. Bien que l'analyse chimique de celles-ci m'ait montré la fausseté de cette assertion, je reconnais avec les auteurs précédents un rôle excréteur au tissu interstitiel et une nature excrémentitielle aux boules réfringentes. Je ne puis croire, en effet, que la résistance extrême de ces boules aux agents chimiques soit conciliable avec une utilisation ultérieure. L'examen de préparations d'Araignées se trouvant dans des conditions nutritives très variées montre que l'élaboration des enclaves réfringentes est absolument indépendante de la richesse de l'alimentation; le jeûne prolongé jusqu'à la mort de l'animal n'amène aucun changement appréciable du nombre des sphères, aucune modification dans leur aspect. D'une façon générale, la formation des enclaves paraît

dépendre d'un mécanisme régulier que n'influencent ni les variations physiologiques (ponte, croissance, sénescence...), ni les conditions expérimentales (captivité, élévation de température, etc.). C'est seulement lorsque le tissu interstitiel se trouve au stade protoplasmique basophile que les boules sont rares. Celles-ci étant, nous l'avons vu, d'origine nucléaire, il est intéressant de remarquer que justement la basophilie protoplasmique coïncide avec un aspect physiologiquement peu actif du noyau. Vraisemblablement, les deux faits sont fonction d'un même phénomène et traduisent le passage de chromatine ou d'un autre composant important du noyau dans le cytoplasme. Quoi qu'il en soit, il nous faut considérer les enclaves réfringentes comme appartenant au métabolisme endogène de l'animal.

Après avoir considéré ces enclaves comme des produits de déchet, il s'agit d'établir leur destinée. Contrairement à ce que croyait BERLESE, elles ne s'accumulent pas dans le tissu, puisque leur nombre n'augmente pas à mesure que l'animal prend de l'âge. Il n'est ni époque ni état pendant lesquels on trouve régulièrement les boules augmentées ou diminuées.

Il serait tentant d'admettre leur élimination par les tubes de Malpighi — sous une forme soluble — étant donnés la fonction excrétrice de ceux-ci et les rapports topographiques si intimes qu'ils contractent avec le tissu interstitiel. Mais d'une part on ne peut saisir aucun cheminement ni aucune orientation des enclaves vers la lumière des tubes; d'autre part, comment expliquer que le tissu interstitiel du cephalothorax, éloigné de toute ramification malpighienne, contienne un nombre normal de sphères réfringentes par rapport à l'abdomen du même individu, si le tube de Malpighi a un rôle évacuateur? Force est donc d'admettre que les enclaves quittent le tissu à l'état dissous, et disparaissent sur place. Toutes les hypothèses concernant leur destinée ultime ont été malheureusement invérifiables; en particulier celle qui, considérant que la substance constituante des sphères est très voisine de la chitine, les faisait se rendre dans les

cellules hypodermiques formatrices du revêtement externe. J'ai bien entendu examiné avec attention le tissu interstitiel des Araignées en période de mue, mais sans y observer aucune modification significative, alors que l'hypoderme présente, dans les quelques jours qui précèdent l'exuviation, une turgescence et un état granuleux de ses cellules tout à fait marqué.

J'ai passé successivement en revue les différents types d'enclaves interstitielles, et à propos de chacun d'eux j'ai essayé non seulement de donner une description exacte, mais d'établir les séries d'images qui permettent de se représenter leur évolution. Il serait intéressant, pour compléter cette étude, de considérer les variations d'ensemble du tissu interstitiel, par exemple les étapes grâce auxquelles il passe d'un état syncytial à un état cellulaire. On se heurte ici à de grandes difficultés, dues à la complexité des fonctions, à l'indépendance de leurs réactions aux mêmes facteurs. On peut cependant, en ce qui concerne l'influence de la quantité de nourriture, arriver à établir un enchaînement partiel. Des Araignées sœurs sont soumises à un très long jeûne; quelques-unes étant alors fixées et coupées présentent toutes un tissu interstitiel identique, syncytial, à travées fort minces, ne présentant d'autres enclaves que les boules réfringentes. Les Araignées restantes, activement renourries, sont sacrifiées à des intervalles rapprochés (tous les deux jours pendant trente jours). Les images successivement obtenues montrent avec la plus grande netteté que les travées protoplasmiques commencent par épaissir avant qu'aucune enclave y apparaisse; c'est seulement après une augmentation de volume appréciable du protoplasme que les premières enclaves graisseuses s'y montrent sous forme de fines gouttelettes; elles augmentent de volume par la suite. Lorsque les gouttelettes sont encore petites, le tissu peut indifféremment conserver l'état syncytial ou se fragmenter en cellules, aussitôt que les enclaves acquièrent une taille moyenne, le morcellement en éléments distincts est obligatoire et se maintient tant que les enclaves sont volumineuses. Il est

curieux de voir une incompatibilité aussi régulière entre l'état syncytial et la surcharge graisseuse.

Le rôle fixateur de graisse du tissu interstitiel des Araignées amène tout naturellement à le comparer au corps adipeux des Insectes. Ces deux tissus assument, en effet, des fonctions complexes, parmi lesquelles, outre la fonction d'accumulation des corps gras, une fonction excrétrice; leur situation anatomique générale est la même autour du tube digestif; enfin, leur origine, mésodermique, est semblable. Mais d'autres caractères peuvent servir à les opposer : le corps adipeux des Insectes, situé le long d'un tube digestif non ramifié, forme deux masses paires compactes; au contraire, le tissu interstitiel des Aranéides, disposé autour d'un intestin remarquablement diverticulaire, forme un système de travées étroites anastomosées. Le tissu adipeux des Insectes contracte ses rapports les plus étroits avec les vaisseaux et les trachées; au contraire, le tissu interstitiel est surtout traversé par des ramifications malpighiennes. Chez les Insectes, les différentes fonctions sont assurées par au moins trois types de cellules : cellule adipeuse, cellule urique, œnocyte, auxquelles on peut ajouter accessoirement les curieuses cellules à bactéroïdes. Chez les Araignées, un seul type d'élément est responsable de toute l'activité du tissu.

SANG

Le sang — ou hémolymph — des Aranéides est un liquide le plus souvent clair et incolore, jaunâtre chez *Epeira diademata* Clerck, jaune plus foncé chez *Epeira ceropegia* Walck. Les globules y sont en suspension dans un plasma albumineux. Pour la commodité de l'exposé, j'étudierai dans trois chapitres successifs le plasma, les globules, l'hématopoïèse.

J'indiquerai d'abord quelles précautions particulières j'ai dû observer au cours du prélèvement du sang chez mes animaux.

Le meilleur procédé pour se procurer du sang pur consiste à sectionner un membre au niveau de la cuisse et à recueillir sur une lame la goutte qui s'écoule rapidement du moignon. En sectionnant ainsi successivement plusieurs pattes, on peut récolter en quelques instants la presque totalité du sang de l'animal. Au cours des sections, il faut avoir soin d'éviter l'autotomie, qui empêche toute hémorragie de se produire.

Un autre procédé consiste à pratiquer la ponction du cœur. Il n'est applicable qu'aux très gros individus, et est assez délicat à réussir. Il ne présente pas d'avantages réels sur la méthode du sectionnement, et ne s'applique d'ailleurs qu'aux espèces chez lesquelles le cœur est superficiel. La position de cet organe varie en effet suivant les genres : situé immédiatement sous les téguments chez *Xysticus* par exemple, il est recouvert par des diverticules intestinaux chez *Epeira*, *Tetragnatha*, etc...

Pendant la piqûre, les Araignées seront avantageusement immobilisées par le procédé du filet que j'ai décrit à propos des injections (p. 78).

Par la simple section du pédicule on peut recueillir aussi une appréciable quantité de sang, mais la goutte obtenue est souvent impure, mêlée à des débris d'intestin diverticulaire ou à des matières alimentaires. Aussi ce procédé doit-il être rejeté.

Le prélèvement de sang par amputation d'une patte a le précieux avantage de ne provoquer chez l'animal qu'une blessure et qu'une impotence légères, et de pouvoir être répété sur le même sujet plusieurs fois à des intervalles de de temps plus ou moins éloignés, ce qui permet de suivre les variations physiologiques ou expérimentales de la formule sanguine. Mais encore, pour pouvoir à nouveau utiliser l'animal, faut-il prendre certaines précautions. En effet, l'hémorragie qui se produit au niveau du moignon ne s'arrête, et par conséquent le sujet ne survit, que si, par des tractions au niveau de la cuisse blessée, on oblige l'Araignée à en pratiquer l'autotomie. Cette opération est facile à provoquer, et détermine au niveau du point d'arrachement une contraction générale des muscles qui oblitère la lacune ouverte.

PLASMA

HISTORIQUE.

Aucun auteur n'a étudié jusqu'ici spécialement le plasma des Araignées, de sorte que son aspect, ses différentes propriétés chimiques et physiologiques sont restées inconnues. WAGNER (1888), puis KOLLMANN (1908) ont bien indiqué que le sang de l'Araignée devenait blanchâtre et plus épais au moment de la mue, mais ils n'ont constaté que le fait global, sans distinguer les rôles respectifs des globules et du plasma dans ce phénomène.

Le plasma est un liquide incolore à l'état frais chez

presque toutes les espèces, sauf chez certaines *Epeires* déjà citées où il est jaunâtre même sous une faible épaisseur. Sur les pièces fixées, il se montre très épais, grenu, colorable très fortement par tous les colorants acides. Des méthodes histochimiques appropriées révèlent que les albuminoïdes dominent dans sa constitution et que de plus il contient, sous forme de très fines gouttelettes, des lipoides solubles dans le toluène après action de l'acide osmique.

On sait que chez de très nombreuses espèces d'Insectes le sang noircit spontanément après un certain temps d'exposition à l'air, par suite de la présence dans le plasma de tyrosine et de tyrosinase. Il ne se produit rien de semblable chez les Araignées que j'ai étudiées à ce point de vue : *Amaurobius*, *Tegenaria*, *Epeira*, *Zilla*, etc... CUÉNOT (1891) écrit que le sang d'*Epeira diademata* exposé à l'air brunit légèrement, mais dit-il, « le changement de teinte n'est pas très facile à saisir ». Pour ma part, je n'ai jamais vu de brunissement même léger. Une observation sur l'Epeire se heurte d'ailleurs à une difficulté supplémentaire du fait de la coloration jaunâtre naturelle du plasma. L'absence de toute modification est flagrante chez les animaux à sang clair.

Chez certains Insectes (*Pyrrhochoris apterus*), l'hémolymphe est normalement incolore; elle le reste après exposition à l'air, mais si on lui ajoute une solution de tyrosine on obtient rapidement une coloration brune caractéristique (SCHULZ) : une tyrosinase est donc présente dans le plasma. J'ai voulu m'assurer si elle existait aussi dans le sang des Araignées (*Amaurobius*, *Epeira*, *Zilla*, *Tegenaria*), et j'ai mis celui-ci en contact avec une solution de tyrosine; aucun brunissement ne s'en est suivi. Ce résultat négatif confirme et généralise l'observation déjà faite par SCHULZ (1923) sur *Tegenaria sagittaria*.

Dans quelques cas, après exposition à l'air, on voit apparaître dans le plasma de fins cristaux aciculaires facilement solubles dans l'eau, et dont je n'ai pu préciser la nature chimique.

Chez la jeune Araignée, où la résorption vitelline se fait très lentement, on rencontre jusqu'à un âge relativement avancé des boules de vitellus dans le plasma.

La coagulation se fait très rapidement dès la sortie du sang au dehors; il se forme un caillot fibrineux assez abondant, contenant les globules et dont se sépare un liquide parfaitement clair.

Je me suis posé la question de savoir si le plasma avait une fonction respiratoire, admettant, avec la plupart des auteurs modernes, qu'une telle recherche est légitime même sur un plasma incolore. Les seuls métaux dont on ait jusqu'ici établi le rôle dans le transport de l'oxygène sont, comme on sait, le fer, le manganèse, le cuivre, le vanadium. J'en ai recherché la présence dans le sang de l'Araignée.

J'ai essayé de caractériser le fer microchimiquement par la méthode classique du bleu de Prusse. Tous mes résultats ont été négatifs. J'ai opéré alors sur des gouttes sanguines aussi grosses que possible provenant d'animaux de grande taille; je les ai calcinées : j'espérais ainsi libérer, s'il existait, le métal d'une combinaison organique dont, comme il arrive pour l'hémoglobine, aucun démasquage chimique n'avait pu le dégager. Mes résultats ont été cette fois encore négatifs.

J'ai pratiqué la recherche du manganèse par le procédé habituel, en suivant la technique préconisée par BERTRAND. Après calcination totale, oxydation par le bioxyde de plomb et l'acide azotique à ébullition, toujours, après repos, le liquide surnageant a été incolore; le manganèse manque donc lui aussi complètement.

J'ai essayé de révéler la présence du cuivre :

— d'une part, par la méthode au ferrocyanure; on l'applique de la même façon que pour la recherche du fer, mais la coloration obtenue doit être rouge et non bleue.

— d'autre part, par l'emploi de la formaldoxime, qui, dans les cas positifs, donne une coloration violette.

Ces réactions ont toujours, entre mes mains, été négatives, et je ne puis que conclure à l'absence du cuivre dans le sang de l'Araignée. CUÉNOT semble admettre l'existence d'hémocyanine. Il écrit en effet (1891) : « Chez *Tegenaria domestica*, le liquide restant après coagulation est légèrement bleuâtre et renferme un albuminoïde dissous qui est probablement voisin de l'hémocyanine ». Pour m'en tenir

au fait, la coloration bleuâtre du sang de cet animal et d'ailleurs des autres Araignées me paraît bien douteuse et on ne saurait, à mon avis, tenir aucun compte d'une appréciation si délicate qu'elle me paraît surtout relever de conditions d'éclairage.

Mes résultats se trouvent en opposition avec des opinions déjà anciennes de LANKESTER, GRIFFITHS, MAC MUNN, qui avaient admis la présence d'hémocyanine dans le sang des Scorpionides et des Aranéides. Mais ils sont d'accord avec les observations de FLEIG (1910) qui, pratiquant la réaction de Meyer à la phénolphthaline sur *Buthus occitanus*, *Epeira diademata*, *Tegenaria domestica*, conclut à l'absence d'hémocyanine et d'hémoglobine.

Enfin, j'ai voulu, pour être complet, car ce métal a déjà été mis en évidence dans un plasma (Tuniciers), m'assurer de la présence ou de l'absence du vanadium chez l'Araignée. J'ai utilisé la réaction que je crois être la plus sensible : c'est celle du peroxyde d'hydrogène qui donne avec le métal une coloration rouge ou rouge brunâtre ne passant pas dans l'éther si l'on ajoute une petite quantité de ce dernier. Cette coloration ne s'est jamais produite dans les sangs que j'ai examinés.

La recherche des métaux respiratoires ne m'a donc mené qu'à des résultats négatifs. Je n'en conclus pas cependant à l'absence certaine de ces métaux, admettant avec Marcel PRENANT (1922) « qu'il n'y a pas de méthodes pour nous permettre de nier l'existence d'un tel corps, alors même que la sensibilité en serait très grande »; de sorte que mes échecs ne m'empêchent pas d'interpréter en faveur d'une fonction respiratoire sanguine :

1° L'existence d'appareils spécialisés où circule le sang, comme les poumons ou phyllotrachées.

2° La présence d'une vaste lacune sous-hypodermique enveloppant toute la masse de l'abdomen dans les régions supérieure et latérale.

3° Je considère, enfin, comme un argument positif le fait que le réseau trachéal destiné à apporter directement l'oxygène aux tissus, en particulier aux muscles, se trouve extrê-

mement réduit chez les Araignées, alors qu'il présente chez les autres Trachéates, et tout spécialement chez les Insectes, un développement absolument exubérant.

On ne peut donc, comme ROMIEU (1923) a pu le faire chez certains groupes d'Annélides, attribuer ici au sang un rôle exclusivement nutritif. Le plasma des Araignées a vraisemblablement une fonction mixte; si sa fonction respiratoire est encore fondée sur trop d'arguments théoriques, ou indirects, son rôle nutritif s'appuie sur le témoignage positif qu'apporte la présence de gouttelettes lipoides libres dans le liquide sanguin. Ces dernières, dont l'abondance varie en fonction de certaines conditions nutritives, seront étudiées dans le dernier chapitre.

GLOBULES

HISTORIQUE.

Depuis l'époque (1908) où KOLLMANN, consacrant quelques pages de son important travail sur le sang à l'hémolymph des Araignées pouvait écrire que celle-ci n'avait été que peu étudiée, aucune recherche spéciale n'est venue vérifier et développer les données antérieures.

Pourtant les modifications importantes, cycliques, que subit dans ce groupe la formule sanguine au cours de la mue, le caractère particulier des éléments sanguins, posent des problèmes cytologiques et physiologiques bien dignes de retenir l'attention.

Ils avaient été indiqués déjà par WAGNER, le premier auteur qui ait réellement étudié le sang des Aranéides. Dans ses deux mémoires (1887 et 1888), il établit une classification des éléments qu'il distingue en :

1° Cellules rondes, colorées et aplaties, ce qui justifie le nom de « lames » qu'il leur donne. Elles seraient capables d'émettre de nombreux pseudopodes grêles et allongés. Les figures jointes au travail montrent que leur protoplasme est

bourré de granulations que l'auteur ne signale pas explicitement dans le texte. Ces éléments forment 35 % de la quantité totale des globules à l'état normal.

2° Cellules amiboïdes à pseudopodes courts, lobés, ce qui les oppose aux éléments précédents. D'après les figures, le protoplasme ne présente pas de granulations; ces cellules, les plus abondantes dans le sang normal, y représentent 60 % de la totalité des globules.

3° Cellules sphériques ou « sphères », termes qui indiquent suffisamment leur forme; elles contiennent de grandes vacuoles et sont les plus volumineuses des cellules sanguines. Elles n'émettent pas de pseudopodes. WAGNER croit avoir observé d'une part la naissance de ces éléments aux dépens des cellules colorées (lames) auxquelles les réuniraient des stades intermédiaires, d'autre part, leur division directe. Elles sont peu abondantes (3 à 4 %) en période normale, mais forment au moment de la mue les neuf dixièmes du nombre total des cellules.

4° Des « ballons » sur lesquels l'auteur ne donne que peu d'éclaircissements.

CATTANEO (1889) dans un travail sur les cellules amiboïdes des Mollusques et des Arthropodes, postérieur d'un an au dernier mémoire de WAGNER, reprend la question du sang des Aranéides, mais sans rien y ajouter d'appréciable aux données antérieures.

CUÉNOT, dans ses importants travaux sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale (1891-1897), distingue chez les Araignées les formes globulaires suivantes : 1° des amibocytes, constituant la presque totalité des éléments, qui lorsqu'ils sont mûrs sont remplis de gros granules réfringents, mais qui, par une série de transformations faciles à suivre, perdent leurs enclaves et finissent par dégénérer; 2° des cellules assez rares, de grande taille, appelée « vésicules » par l'auteur; elles renferment parfois des prismes cristallins, allongés, de nature protéique. Elles sont, pour CUÉNOT, identiques aux sphères de WAGNER.

KOWALEWSKY (1893), étudiant la phagocytose chez les Insectes, réserve quelques lignes aux Aranéides, mais ne se préoccupe pas de la cytologie précise de leur sang.

KOLLMANN (1908) consacre au sang des Aranéides quelques pages excellentes de son important mémoire sur les leucocytes des Invertébrés. J'aurai souvent à m'y reporter dans la suite de ce chapitre, soit pour les confirmer, soit pour les confronter avec mes vues personnelles.

L'auteur distingue trois types d'éléments sanguins :

a) Les leucocytes hyalins (ou cellules amiboïdes de WAGNER);

b) Les cellules vacuolaires (qui correspondent, mais en partie seulement, aux sphères de WAGNER);

c) Les leucocytes granuleux (cellules colorées de WAGNER), dont il donne une description très exacte, mais à laquelle d'importantes précisions peuvent être ajoutées.

Pour KOLLMANN, les « ballons » de WAGNER ne seraient que des éléments du tissu adipeux. D'autre part, ce dernier auteur aurait, aux yeux de KOLLMANN, confondu deux types d'éléments tout à fait différents : les uns seraient les cellules vacuolaires précédemment décrites; les autres, qui apparaissent en grande abondance au moment de la mue, seraient des nephrocytes à carminate, signalés à l'état normal par KOWALEWSKY puis BRUNTZ dans le cephalothorax des Aranéides, et qui, devenant mobiles en période de mue, passeraient dans la circulation. Je réfuterai plus loin cette manière de voir qui ne me paraît pas acceptable.

KOLLMANN ne semble pas avoir retrouvé, ou du moins ne mentionne pas dans son énumération, les cellules à inclusions protéiques cristallines signalées par CUÉNOT.

Enfin, dans le *Handbuch der vergleichenden Physiologie* de Winterstein (article de SCHULZ, 1923), on ne trouve qu'un bon résumé des faits déjà publiés.

Il ressort de cet exposé historique que la cytologie sanguine des Araignées est encore imparfaitement connue, et

cela pour diverses raisons : en effet, non seulement les descriptions des éléments que les auteurs ont été d'accord pour isoler, sont insuffisantes; mais la réalité de certaines formes (à enclaves cristallines de CUÉNOT, « ballons de WAGNER, etc...) n'est pas encore unanimement reconnue. En outre, le rapport entre les cellules vacuolaires et les éléments qui seraient caractéristiques de la mue n'est pas élucidé, et d'une façon générale la physiologie des globules sanguins est encore obscure. C'est donc en fonction de ces lacunes ou de ces contradictions que j'ai orienté les recherches personnelles dont on va lire maintenant les principaux résultats.

TECHNIQUE.

J'ai fait de nombreux examens à l'état frais, avec ou sans coloration vitale par les colorants habituels. Ceux qui m'ont donné les meilleures images sont le rouge neutre et le bleu de cresyl brillant. J'ai aussi employé ce dernier en coloration dite supravitale, en employant le procédé suivant emprunté à CESARIS-DEMEI : il consiste à tremper, dans une solution mixte de bleu de cresyl et de Soudan III, une lame soigneusement nettoyée, à la laisser sécher, et à y déposer la goutte de sang à examiner; celle-ci se trouve en contact avec un semis très fin et presque régulier de grains colorants qui se dissolvent très progressivement dans le plasma. La plupart de mes examens ont été pratiqués en goutte pendante, afin d'éviter toute déformation cellulaire — la goutte au besoin protégée contre la dessiccation par l'occlusion de sa logette à l'aide d'huile de vaseline.

Pour ce qui est des préparations durables, j'ai fait tantôt des étalements, tantôt des empreintes de moignons de pattes fraîchement sectionnées; ce procédé, qui a contre lui de ne fournir que très peu d'éléments à la fois, est avantageux cependant, parce qu'il les montre particulièrement indemnes de déformations d'ordre mécanique. J'ai enfin quelquefois pratiqué sur lames, des dissociations de tissus riches en lacunes sanguines (cephalothorax, région des glandes séricigènes, etc...). Les préparations peuvent contenir, ce qui

constitue un inconvénient, des éléments étrangers mêlés aux globules, mais elles renseignent de façon utile sur la composition du sang lacunaire, qui n'est pas toujours identique à celle du sang effectivement circulant.

On peut aussi fixer telle quelle une goutte de sang simplement déposée sur la lame; on obtient une préparation un peu épaisse, à cause du coagulum important et colorable formé par les albumines du plasma; cependant, elle est presque toujours lisible après coloration par les méthodes indiquées ci-dessous.

En ce qui concerne la *fixation*, je remarque après divers auteurs les résultats déplorables que fournit chez les Invertébrés la méthode de dessiccation après étalement: il est tout à fait inutile de l'employer.

La fixation de choix est osmique; je recommande particulièrement d'employer les vapeurs d'acide osmique. Les alcools méthylique et éthylique donnent des préparations sulfisantes, et surtout utiles pour des recherches microchimiques.

J'ai retiré de précieux enseignements d'un procédé qui consiste à suivre sous le microscope les progrès de la fixation par les vapeurs osmiques, réalisée dans les conditions suivantes: un petit godet, réalisé en collant avec du baume, sur une lame, un fragment de cylindre en verre d'un centimètre $\frac{1}{2}$ de diamètre et d'un centimètre de haut, recevait une petite quantité d'acide osmique à 1 ou 2 %. Il était recouvert aussitôt d'une lamelle, portant en son centre et à sa face inférieure une gouttelette du liquide à fixer. Le bord supérieur du cylindre étant rodé, il suffisait de l'humecter pour que la lamelle y adhérât et que le système fût assez stable pour être déplacé et porté sur la platine du microscope. Un examen à l'immersion pouvait alors être pratiqué dès les premiers temps et pendant toute la durée de la fixation.

En ce qui concerne les *colorations*, j'ai utilisé les méthodes classiques suivantes:

Hémalun ou hématoxyline-éosine-orange.

May Grünwald-Giemsa.

Hémalun-Soudan III.

Hémalun-fuchsine acide-jaune de Mars.

Bleu de Unna-lannin orange.

Bleu de méthylène-éosine.

TYPES DE LEUCOCYTES.

Je distingue quatre types de leucocyte : les leucocytes hyalins, les leucocytes granuleux, les cellules vacuolaires, les cellules de Cuénot (à enclaves oxyphiles).

Leucocytes hyalins:

Ce sont les cellules amiboïdes de WAGNER, les leucocytes hyalins de KOLLMANN. Ils méritent d'être étudiés les premiers parce qu'ils sont, comme KOLLMANN l'avait déjà bien vu, la source de tous les autres.

Ils sont arrondis ; leur noyau, sphérique, chromatique, contient parfois un nucléole fuchsinophile et présente les caractères d'un noyau jeune. Leur protoplasme est fortement basophile sur les pièces fixées et colorées. A l'état frais il se montre finement granuleux, et, comme Wagner puis Cattaneo l'avaient déjà observé, présente des pseudopodes caractéristiques, courts, arrondis et renflés à leur extrémité, toujours bien indépendants les uns des autres (figure XXIX).

KOLLMANN distingue deux stades de ces éléments d'après leur taille et leur plus ou moins grande aptitude à la division. Cette distinction me paraît un peu schématique; je préfère établir dans la série complète de ces leucocytes quatre types principaux, réunis entre eux par une infinité de formes de passage; ces types sont rangés par abondance croissante de protoplasme :

a) Les lymphocytes (taille 7 à 8 μ), à noyau fortement chromatique, protoplasme très réduit, rendant l'élément tout à fait comparable à un lymphocyte de Vertébré (figure XXIX).

b) Le petit leucocyte hyalin (taille 10 μ), à protoplasme formant un anneau bien visible; ce type correspond, d'après la figure qu'il en donne, au stade I de KOLLMANN.

c) Le moyen leucocyte hyalin (taille $14\ \mu$). Il en existe deux types :

l'un ne diffère du petit leucocyte hyalin que par une abondance plus grande du protoplasme;

l'autre s'en distingue en outre par sa forme plus allongée, par la présence presque constante d'un nucléole fuchsinophile dans le noyau et par la basophilie accentuée de son protoplasme. Ce type de cellule est équivalent à l'élément que je nommerai plus loin hémoblaste. C'est en effet sous cette forme que se détache la cellule initiale née de la paroi cardiaque hématopoiétique et à partir d'elle que se différencient les autres leucocytes rencontrés dans le sang. L'hémoblaste fait partie des éléments circulants et parfois dans une proportion relativement élevée.

d) Le grand leucocyte hyalin (taille 14 sur $22\ \mu$). C'est comme on le voit (figure XXIX), un élément de grandes dimen-

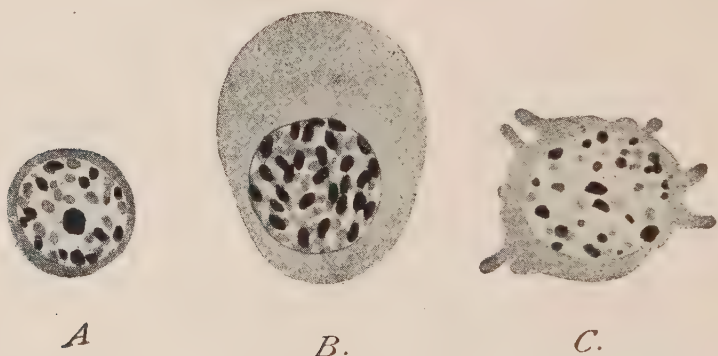


FIGURE XXIX. — Leucocytes hyalin $\times 1800$.

a : lymphocyte.

b : grand mononucléaire.

c : leucocyte émettant des pseudopodes.

Amaurobius similis.

sions, à protoplasme très abondant, moins basophile que dans les catégories précédentes. Peut-être correspond-il au stade II de KOLLMANN.

Les leucocytes hyalins sont à peu près les seuls qui présentent des cinèses; celles-ci se produisent aussi bien dans les lymphocytes que dans les petits et même moyens leucocytes.

Au sujet de la fréquence des mitoses, KOLLMANN remarque que « dans la plupart des individus on ne rencontre pas de caryocinèses dans le sang ; quand elles existent, elles sont toujours fort nombreuses ». Si KOLLMANN avait pu examiner les autres tissus à ce même point de vue, il aurait vu que au moment où les cellules sanguines entrent en division, de nombreuses mitoses apparaissent aussi dans presque tous les tissus de l'organisme, et que cette « crise » correspond à la période de la mue. Le sang est donc ici le siège d'un phénomène dont le déterminisme et les manifestations sont très générales : il en sera parlé plus loin (p. 152).

Un même leucocyte subit souvent deux divisions successives très rapprochées, aboutissant à la formation de tétrades qu'on ne peut interpréter autrement à cause de la position réciproque des noyaux.

Je signale en passant que les Araignées semblent occuper parmi les Arthropodes une situation privilégiée quant à l'observation de mitoses sanguines. En effet, dans nombre de groupes on considère la division directe comme le mode normal, sinon exclusif, de multiplication des leucocytes. (Cf. par exemple le travail de BETANCÈS (1923) sur le sang de l'Ecrevisse).

Les leucocytes hyalins possèdent à l'état frais des enclaves très nettes, rondes ou ovalaires, petites, subégales ($0,75 \mu$), réfringentes, qui disparaissent par l'emploi des méthodes ordinaires et qui de ce fait n'avaient pas encore été signalées. Ces sphérules sont le plus souvent de nature lipoïde, comme le prouvent leurs réactions de solubilité, comme le prouve aussi la couleur qu'elles prennent par le Soudan III, leur conservation par la méthode de Ciaccio, le fait qu'après traitement par l'acide osmique elles noircissent par l'alcool et se dissolvent dans le toluène. Dans quelques cas exceptionnels, les enclaves se montrent formées de graisses non saturées : l'acide osmique les noircit directement et les rend insolubles dans le toluène.

L'abondance des sphérules est très variable. C'est un fait que je commenterai plus loin. On en trouve quelquefois seulement deux ou trois (Planche V, figure 34), quelquefois,

au contraire, un nombre suffisant pour donner à la cellule un faux aspect de leucocyte granuleux. Dans les cas intermédiaires leur répartition affecte deux types principaux : ou bien elles sont éparses ; ou bien, et c'est le cas le plus fréquent, elles forment un amas mûriforme de boules pressées, situé à l'un des pôles du noyau. (Planche V, figure 35.) Ni l'abondance ni la répartition des enclaves n'ont de rapport avec la taille du leucocyte.

Leucocytes granuleux.

Ce sont les leucocytes granuleux de Kollmann, les cellules colorées (ou lames rondes) de WAGNER.

Ces éléments sont arrondis ou ovalaires et de petite taille (8 à 10 μ sur 10 à 14 μ). KOLLMANN leur attribue 10 à 15 μ sur 15 à 20 μ de diamètre, ce qui est notablement supérieur aux résultats de mes mensurations.

Le noyau est ovalaire, souvent mais non constamment réniforme, incisé ou bilobé ; dans ce dernier cas les deux lobes peuvent être très étirés, et l'aspect du noyau se rapproche alors de celui d'un polynucléaire.

Le noyau n'est d'ordinaire pas très chromatique et ne présente pas de nucléole fuchsinophile.

Le cytoplasme est bourré de granulations parfaitement rondes et régulières, égales entre elles (0,5 μ), très serrées. A l'état frais, la cellule émet des pseudopodes très différents de ceux que j'ai décrits à propos des leucocytes hyalins : ils affectent la forme de languettes pointues, souvent découpées en fines lanières à leur extrémité très amincie (Planche V, figure 41). Ils ne contiennent jamais, même à leur base, de granulations. D'ailleurs le protoplasme paraît nettement séparé en deux zones distinctes, l'une endoplasmique plus ou moins bourrée de grains, l'autre exoplasmique essentiellement mobile et plastique.

A l'état frais, l'élément tout entier est pratiquement incolore : l'appellation de WAGNER « cellule colorée » me paraît

donc tout à fait injustifiée. KOLLMANN parle seulement d'une vague teinte bleuâtre, que pour ma part j'attribue aux conditions d'éclairage. L'emploi vital du rouge neutre colore nettement les granulations en rouge rosâtre.

Après fixation, KOLLMANN, qui a étudié avec grand soin les granulations au point de vue de leur chromaticité, constate de notables différences spécifiques entre *Tegenaria parietina* Fourcroy, *Eresus niger*, *Teutana grossa* C. Koch, *Lycosa radiata* Latr. Elles seraient amphophiles dans les quatre cas, mais avec une tendance vers la basophilie dans le premier, avec une tendance plus ou moins marquée vers l'acidophilie dans les trois autres.

Les nombreuses espèces d'Araignées que j'ai étudiées sont toutes, à part *Teutana grossa* C. Koch dont je n'ai pu examiner qu'un exemplaire, différentes de celles de KOLLMANN. C'est la raison pour laquelle je ne puis rien conclure du fait que mes observations s'écartent des siennes, bien que tous mes résultats aient été concordants entre eux. Ce sont les suivants :

1° Les granulations sont, dans l'ensemble du groupe des Araignées, plutôt acidophiles faibles que vraiment amphophiles, et dans beaucoup de cas je n'ai pu les teinter avec aucun colorant basique.

2° Les affinités chromatiques sont très sensibles à la nature des fixateurs employés et aux conditions particulières de leur action. Elles varient en outre non seulement avec l'espèce, mais, à l'intérieur de celle-ci, avec les individus considérés : la composition chimique des granulations subit, en fonction des conditions physiologiques, des modifications de la plus haute importance qui s'inscrivent principalement dans les aspects que prennent les enclaves après un traitement osmique; toutes les enclaves d'un même élément se trouvent sensiblement dans le même état à un moment donné. On peut observer au niveau des boules tantôt une réduction plus ou moins légère, produisant une coloration bistre (Planche V, figure 40), tantôt une réduction franche, totale, aboutissant à une teinte brun noir foncé (Planche V, fig. 41). Lorsqu'il n'y a pas de réduction osmique, les granules

semblent par toutes leurs autres réactions devoir être considérés comme de nature albuminoïde.

Ces variations chimiques, dont l'exemple ci-dessus montre l'importance, me font considérer le granulocyte des Aranéides comme une cellule sécrétant un albuminoïde capable de s'associer à d'autres substances — substances grasses, lipoides en particulier — ou de se transformer en celles-ci. C'est d'ailleurs à une conclusion générale analogue qu'est arrivé BETANCÉS à propos des granulocytes des Lamellibranches et d'*Astacus*.

De nombreux auteurs ont voulu assimiler les granulocytes des Invertébrés aux granulocytes éosinophiles des Mammifères. Je ne peux me ranger à leur opinion en ce qui concerne les Araignées, car la granulation éosinophile des Vertébrés, à l'opposé de celles des Aranéides, est relativement stable, bien définie, et toujours sensiblement comparable à elle-même. Même dans les cas où la granulation des Araignées en diffère le moins par ses caractères de colorabilité et de solubilité, la ressemblance est toujours lointaine. Ce qui me paraît chez les Araignées se rapprocher le plus de la substance éosinophile des Mammifères, par exemple, ce sont les enclaves oxyphiles contenues dans les cellules sphériques et que je décrirai plus loin (p. 147, cellule de Cuénot).

Les granulocytes contiennent quelquefois, en plus des granulations habituelles, des sphérules un peu plus grosses, colorables par le Soudan, solubles dans le toluène après action osmique, en tout semblables aux enclaves lipoides que j'ai signalées dans les leucocytes hyalins.

Comme KOLLMANN l'avait soutenu, les leucocytes granuleux dérivent des leucocytes hyalins: ils ne proviennent pas des grandes formes de la série (stade II de Kollmann) comme le veut cet auteur, mais au contraire des petits ou moyens leucocytes. Tous les intermédiaires existent entre la cellule dépourvue d'enclaves et le granulocyte bourré de sphérules. Les modifications nucléaires sont postérieures à l'apparition

des boules. Pendant ces transformations, la cellule modifie ou non sa forme, et dans le premier cas devient ovale, sans augmenter sensiblement sa taille initiale.

Comme il est normal, ces transformations paraissent se produire avec élection en des points du système circulatoire où le cours du sang est ralenti.

J'ai observé dans une ou deux préparations de très rares mitoses dans les granulocytes. Je les considère comme aberrantes.

Cellules vacuolaires.

Ces éléments, à apparition périodique et dont l'existence est éphémère, dérivent comme les granulocytes des petits et moyens leucocytes hyalins et revêtent plusieurs types suivant leur degré d'évolution.

On peut distinguer :

— un stade à petite vacuole : il apparaît dans un petit leucocyte hyalin à noyau central (contenant parfois un nucléole acidophile) une et quelquefois deux vacuoles de très petite taille, que leur coloration pâle rend très visibles au milieu du protoplasme basophile de l'élément (Figure XXX).

— un stade à moyenne vacuole : la vacuole s'est agrandie, rejetant hors du centre le noyau. Celui-ci a perdu son nucléole fuchsinophile, la basophilie du protoplasme tend à s'atténuer.

— un stade à grande vacuole : la vacuole démesurément agrandie distend la cellule, dont le noyau est rejeté à l'un des pôles. Le protoplasme, de basophile, est devenu incolore et, remarquablement peu dense, ne forme plus autour de l'enclave qu'une mince écorce. (Planche IV, figure 28.)

— un stade à vacuole totale : à ce stade ultime, la cellule est devenue une sphère d'assez grande taille, à simple contour. Le noyau est aplati, discoïde, polaire. Le protoplasme a disparu. (Figure XXX).

Cette description est assez différente de celle de KOLLMANN. Cet auteur ne semble avoir vu que les stades à petite et moyenne vacuoles. Les vacuoles ne sont pas « absolument hyalines » comme il l'indique, mais sous l'action des fixa-

leurs, leur contenu, qui me paraît être albumineux, précipité en un coagulum légèrement basophile.

Les éléments vacuolaires contiennent fréquemment des enclaves lipoides, chimiquement identiques à celles que j'ai



FIGURE XXX. — Cellules vacuolaires à différents stades.

Tegenaria domestica. $\times 1800$.

a : apparition de la vacuole dans un petit leucocyte hyalin.

b : stade intermédiaire.

c : vacuole totale.

précédemment décrites dans les leucocytes hyalins ou granuleux et de même taille qu'elles. Ce sont d'ailleurs réellement les mêmes, puisque comme nous le verrons (p. 153) les cellules vacuolaires dérivent des leucocytes hyalins. Elles ne sont jamais nombreuses, cinq à six tout au plus. (Planche IV, figure 28.)

J'ai quelquefois observé, mais seulement dans les formes à petite vacuole, la présence dans le protoplasme d'un fin cristalloïde protéique et acidophile dont je parlerai plus loin en détail (p. 148 et Planche V, figure 36).

WAGNER puis KOLLMANN ont signalé avec raison l'existence de mitoses dans les cellules vacuolaires. Mais ces mitoses sont beaucoup moins nombreuses que dans les leucocytes hyalins proprement dits, et en outre elles n'affectent que les éléments vacuolaires très jeunes, encore très près de l'état leucocytaire hyalin. Je ne comprend donc pas comment WAGNER a pu considérer les « sphères », c'est-à-dire les cellules vacuolaires bien différenciées, comme une

forme cellulaire particulièrement apte à la division. Il est vrai qu'il dit avoir vu à certains stades toutes les sphères binucléées... j'ai cherché en vain à revoir cette image, et pour ma part je n'ai jamais rencontré même une seule cellule dans cet état. D'ailleurs, pour tout histologiste, il doit paraître évident que la cellule vacuolaire, profondément évoluée, et dont la différenciation est si flagrante, est bien loin d'un état propice à la multiplication.

Je ne peux pas non plus m'accorder avec WAGNER quand il fait accessoirement dériver les cellules vacuolaires des éléments granuleux, et je n'imagine pas à quelles réalités correspondent les formes de passage qu'il prétend avoir vues.

Cellules de Cuénot.

J'appelle ainsi des éléments particuliers contenant des enclaves oxyphiles allongées, que CUÉNOT a eu le mérite de voir et de décrire le premier.

Ils ne sont ni constants ni fréquents, puisque chez 60 % des animaux examinés je ne les ai pas rencontrés, et que dans les cas les plus favorables ils ne dépassent pas 5 % du nombre total des globules sanguins. Comme les leucocytes granuleux, comme les cellules vacuolaires, ils dérivent des leucocytes hyalins de petite ou moyenne taille. On assiste facilement à toutes les étapes de la transformation. Sur les préparations colorées au May Grünwald-Giemsa par exemple, on voit apparaître dans un grand lymphocyte une inclusion fine aciculaire (Planche V, figure 36), ou au contraire plus ramassée, prismatique, dont la couleur rouge intense s'oppose magnifiquement au bleu foncé du protoplasme. Puis l'enclave grossit, se transforme en un prisme allongé ou en un fuseau d'aspect cristallin. Une autre enclave apparaît, puis une troisième, qui évoluent de même (Planche V, figure 37). La cellule augmente de taille tout en restant parfaitement arrondie; le noyau se condense, diminue de volume et perd son nucléole fuchsinophile, si celui-ci existait. A l'état le plus avancé (Planche V, figure 38), la cellule est grande (25 μ), ronde, à protoplasme réduit, légè-

rement basophile, bourrée de fuseaux ou de prismes oxyphiles entrecroisés en tous sens et, chez les éléments âgés, plus ou moins agglomérés en un buisson indistinct. Le noyau, dont la situation est variable, ressemble à la taille près à celui des grands leucocytes hyalins. D'après ses descriptions et ses figures, CUÉNOT ne semble pas avoir vu cette forme de différenciation maxima, puisqu'il ne parle que d'éléments contenant quelques enclaves cristallines.

Les inclusions se voient facilement à l'état frais par suite de leur réfringence particulière. Elles s'y montrent absolument incolores. CUÉNOT attribue aux cellules vivantes un pouvoir amiboïde se traduisant par des mouvements très lents : « elles se déplacent en masse par une sorte de lente reptation ». Au cours de mes examens à l'état frais, je n'ai jamais eu l'occasion de refaire cette observation.

Après fixation, elles sont acidophiles et retiennent l'éosine de préférence à tous les autres colorants acides. Ainsi, sur les préparations bien colorées par l'éosine-orange, on les obtient d'un rose relativement pur, alors que les enclaves des granulocytes se colorent plutôt en orange. Morphologiquement elles ont de grandes analogies avec les rhabdites des Turbellariés étudiées par Marcel PRENANT; la figure que cet auteur donne dans son mémoire (1922) (pl. I, n° 9) pourrait très bien représenter une cellule à enclaves oxyphiles non complètement évoluée de l'Araignée. J'ai cherché à justifier chimiquement cette ressemblance, mais le faible nombre de ces cellules ne m'a pas permis de faire des analyses semblables à celles qui ont fourni à Marcel PRENANT ses intéressants résultats.

Lorsqu'une vacuole apparaît dans un petit leucocyte hyalin, celui-ci peut contenir déjà une enclave oxyphile de petite taille, qui persiste ensuite quelque temps. Cette coïncidence ne doit pas être interprétée comme la preuve d'une parenté entre les deux types d'inclusions, mais au contraire comme le signe qu'aux stades très précoces, la jeune cellule de Cuénot n'est pas encore définitivement orientée : elle admet temporairement dans son cytoplasme deux sortes de formations que dans les cellules plus évoluées on ne rencontre

jamais plus réunies. En effet, d'une part, une vacuole qui se développe fait se résorber l'enclave oxyphile qui avait pu exister antérieurement à ses côtés; d'autre part, la transformation vacuolaire n'atteint plus une cellule de Cuénot qui contient quatre ou cinq enclaves par exemple. C'est seulement lorsque la cellule a franchi cette première étape de son développement, où elle est en quelque sorte indifférente, qu'on peut considérer sa différenciation en cellule de Cuénot comme définitive. Il y a là un exemple intéressant d'une spécialisation cellulaire relativement tardive.

Je remarque, en terminant, que la cellule à enclaves oxyphiles est le seul élément sanguin de l'Araignée qui ne contienne pas d'enclaves lipoïdes.

HISTO-PHYSIOLOGIE

I. FORMULE SANGUINE ET SES VARIATIONS.

1° *Formule sanguine.*

Il est extrêmement difficile d'établir la formule sanguine précise de l'Araignée, à cause du type particulier de la circulation. Le sang véritablement circulant, que l'on obtient par saignée, a une formule différente de celle du sang contenu dans les grands espaces lacunaires, où la vitesse d'écoulement est beaucoup plus faible. L'intensité de la circulation subit périodiquement, pendant la mue, des variations qui retentissent, elles aussi, sur la répartition des globules. Enfin l'existence d'un chimiotactisme intermittent qui attire certaines catégories de cellules (granulocytes) vers certains organes (cloaque, etc...), modifie encore la distribution des éléments sanguins.

Il résulte de ces remarques que pour obtenir très exactement la formule sanguine d'une Araignée, il faudrait d'abord la saigner et pratiquer la numération des globules sur les frottis obtenus, ensuite la fixer, et compter les éléments sanguins dans la série des coupes pratiquées. Je regrette de n'avoir pu appliquer systématiquement, faute de temps, cette

méthode dont aucun auteur n'avait même, à ma connaissance, signalé l'utilité; tout au moins les résultats qu'elle m'a donnés m'ont-ils enseigné à être prudent dans l'interprétation des frottis ordinaires.

La formule sanguine d'une Araignée et celle d'un Vertébré ont une signification bien différente. Chez les animaux supérieurs adultes, le nombre comparé des différents éléments est stable, et n'est modifié de façon sensible que dans les conditions pathologiques. Chez l'Araignée au contraire, la composition du sang est variable; elle présente des modifications légères en rapport avec l'espèce, avec l'état de nutrition et d'autres conditions physiologiques que je n'ai pu préciser; je n'en tiendrai pas compte ici, nous les retrouverons à propos de l'étude des fonctions propres à chaque leucocyte. Elle présente surtout des modifications considérables, périodiques, physiologiques, en rapport avec la mue. De sorte qu'avant d'étudier la formule sanguine, il faut définir l'état que l'on considère comme le point de départ des variations, et le situer par rapport au cycle dont l'exuviation représente le point culminant.

WAGNER se contente de définir le moment où le sang peut être considéré comme normal, comme situé « en dehors de la période de mue ». Mais il n'établit pas la durée de cette période qui, loin d'être, comme on pourrait le croire, réduite aux heures où l'on voit l'animal rejeter sa vieille enveloppe de chiline, occupe un temps beaucoup plus long; il évolue entre des limites que je me suis attaché à préciser.

Les phénomènes internes en rapport avec la mue commencent près d'une huitaine de jours avant l'exuviation, et, se prolongent après celle-ci un temps égal au bout duquel l'état normal peut être considéré comme rétabli. Si l'on admet avec la plupart des auteurs (WAGNER, 1888, qui a fait ses observations sur la Tarantule — FRIEDRICH, 1905-06, qui a étudié la Tégénaire domestique, etc.) qu'un intervalle d'un mois environ sépare une mue de la mue suivante, chez une Araignée arrivée au milieu de sa croissance, on voit que l'état du sang ne correspond guère à la formule dite normale que pendant quinze jours sur trente. Les modifications qui

intéressent les caractères externes ou le comportement durent à peine une semaine; aussi de toutes celles qui se produisent chez l'animal au cours de la mue, les modifications qui concernent le sang, sont-elles celles qui commencent le plus tôt et celles qui finissent le plus tard.

L'étude du sang permet donc de diagnostiquer précocement la mue qui se prépare. La gouttelette nécessaire à cette étude est obtenue par la section d'un article terminal d'une patte, qui n'entraîne qu'une hémorragie insignifiante si l'on a soin de provoquer, à la fin de la saignée, l'autotomie du moignon (cf. p. 130). Elle permet aussi de prédire l'exuviation à coup sûr; car l'examen de nombreux exemplaires d'*Amaurobius similis* Blackwall, et de *Tegenaria domestica* Clerck, sur lesquels j'ai pratiqué des prélèvements successifs ne m'a jamais montré d'autre cause aux modifications sanguines qu'une mue plus ou moins éloignée. Selon l'état des éléments sanguins on peut même en préciser la date.

Je reviens à la période normale.

Pour WAGNER, la formule du sang pendant cette période, est :

Granulocytes, 35 %.
Leucocytes hyalins, 60 %.
Cellules vacuolaires, 3 à 4 %.

KOLLMANN dit seulement que les granulocytes sont les plus nombreux. (Il est donc sur ce point en désaccord avec WAGNER.) Il considère les leucocytes hyalins et les cellules vacuolaires comme des éléments constants de l'hémolymph.

Pour moi, les proportions des divers globules sanguins sont les suivantes :

Granulocytes, 45 %.
Leucocytes hyalins, 50 à 55 %.
Cellules à enclaves éosinophiles, 0 à 5 %.
Cellules vacuolaires, 0 %.

Ces chiffres représentent des moyennes établies sur plusieurs centaines d'individus d'espèces variées; il est bien entendu que dans tel ou tel cas particulier mes numérations ont pu me fournir exactement les proportions relatives de granulocytes et de leucocytes hyalins indiquées par WAGNER

et par KOLLMANN, et que mes moyennes ne peuvent évidemment pas permettre d'apprécier les grandes variations que l'on observe au sujet des rapports numériques entre ces deux ordres d'éléments. Ces variations obéissent d'ailleurs à un déterminisme qui m'échappe totalement.

2° *Variations de la formule sanguine au cours de la mue.*

Le phénomène périodique de la mue déclenche dans le sang de l'Araignée une série de transformations qui modifient à la fois la quantité totale des éléments et la formule globulaire. En effet il comporte une crise de mitoses atteignant une partie des leucocytes, et qui augmente considérablement le nombre des cellules ; d'autre part, une différenciation progressive et temporaire des leucocytes hyalins entraîne une modification notable de la formule sanguine. J'étudierai donc successivement ces variations quantitatives et qualitatives.

A. — *Variations quantitatives.*

L'augmentation de la masse globulaire peut être considérée comme le phénomène initial de la mue, puisque les mitoses sanguines précèdent toute autre manifestation dans l'ensemble des tissus. Les éléments qui se multiplient appartiennent à la fois à la paroi musculaire cardiaque hémato-poiétique et à la masse sanguine circulante. Les karyokinèses sont surtout abondantes dans les régions du corps où la circulation est peu active, de sorte qu'on les observe mieux sur les coupes que sur les frottis pratiqués après section vasculaire. Elles ne surviennent jamais dans les cellules très différenciées, telles que les granulocytes, telles que les cellules à enclaves oxyphiles ; mais elle se rencontrent dans toute la série des leucocytes hyalins, particulièrement dans les petits leucocytes, dont presque tous semblent se diviser, et certains même à deux reprises.

La « crise » de mitoses survient brusquement ; elle se prolonge un temps assez long, puisque jusqu'au moment de l'exuviation on rencontre dans le sang un grand nombre de karyokinèses. A ce moment, le nombre des globules a atteint

son maximum, ce qui constitue un des facteurs du ralentissement si marqué de la circulation, caractéristique de cette période, et ce qui entraîne une réplétion considérable des lacunes : en coupe transversale la lumière de celles-ci est occupée par un véritable tissu globulaire, formé d'éléments adhérents les uns aux autres et déformés par pression réciproque.

Après l'exuviation commence une période pendant laquelle la quantité des globules diminue, grâce à la mort d'un certain nombre d'éléments. Au bout d'une semaine environ, l'équilibre est atteint; mais la destruction globulaire est nettement inférieure en importance à la multiplication initiale, de sorte que l'animal se trouve posséder un nombre de cellules sanguines supérieur à celui qu'il avait auparavant. Cette augmentation correspond d'ailleurs à la croissance que subit l'Araignée après la mue.

B. — *Variation qualitative.*

Quelques temps après le début de la crise de mitoses commence un autre phénomène aussi important : c'est la différenciation remarquable qui atteint à la fois et de façon synchrone tous les éléments peu spécialisés du sang, par conséquent toute la série hyaline, et aussi certaines cellules qui avaient ébauché une évolution particulière, manifestée par la formation d'enclaves oxyphiles par exemple, mais qui avaient encore une plasticité suffisante pour abandonner leur direction première et suivre le mouvement général. Cette différenciation, dont les étapes successives ont été décrites ailleurs, consiste en l'apparition puis en la croissance de vacuoles qui transforment le leucocyte hyalin en cellule vacuolaire.

Les transformations sont à peu près synchrones pour tous les éléments qui en sont le siège : au stade des vacuoles moyennes, par exemple, que l'immense majorité des cellules atteint en même temps, on ne rencontre que quelques rares éléments à petites ou à grandes vacuoles. Au moment de l'exuviation, il semble que les éléments retardataires aient la possibilité d'achever leur évolution vers le type vacuolaire

total, et le synchronisme peut alors être considéré comme absolu.

La période qui suit l'exuviation est caractérisée par un retour progressif à l'état normal de la formule globulaire, et par une réduction du nombre total des éléments.

L'involution des cellules sanguines suit une marche inverse de celle que je viens de décrire : la cellule vacuolaire totale repasse successivement par les types moyenne et petite vacuole, avant de reprendre la forme de leucocyte hyalin. Cette involution ne se produit pas avec le synchronisme parfait précédemment observé. La cellule à grande vacuole peut ici coexister avec le leucocyte hyalin, fait qui ne se produit jamais pendant la période préparatoire.

La réduction numérique est démontrée par un abaissement très net de la densité globulaire dans les vaisseaux et dans les lacunes. En même temps que les cellules vacuolaires diminuent, le nombre des leucocytes hyalins qui devraient s'y substituer reste inférieur à ce qu'il serait si toutes les cellules se retransformaient. On est donc obligé de supposer soit qu'un certain nombre de cellules vacuolaires, au lieu de subir l'involution, évoluent vers un type nouveau — ce que ne montre aucune image — soit qu'elles sont détruites ou éliminées.

L'élimination est peu probable. Certains auteurs ont cru que la mue avait pour rôle important de permettre la sortie, hors de l'organisme par la voie tégumentaire, de cellules usées, chargées ou non de produits inutilisables. Je n'ai jamais rencontré de cellules vacuolaires, ni d'autres globules sanguins, au voisinage de la couche jeune de chitine, non plus que dans l'espace réservé entre la vieille enveloppe, décollée, et la nouvelle. Je nie donc absolument la sortie d'un nombre appréciable de leucocytes — à quelque type qu'ils appartiennent — à la faveur de la mue. D'autre part, aucune élimination par la voie intestinale ou respiratoire ne me paraît non plus vraisemblable.

La destruction, dans le sang, des cellules vacuolaires à la fin de la période de mue est prouvée par des images montrant les éléments altérés, déformés, réduits; en outre,

par l'existence de certains noyaux libres, derniers témoins de cellules disparues, et dont on rencontre un certain nombre à cette même époque.

Je résume et je précise quant à la durée des diverses étapes, le cycle que je viens de décrire dans le tableau ci-dessous; les temps que je donne doivent être considérés en général comme des maxima. Ils proviennent de statistiques établies sur *Amaurobius similis* Blackwall. Les résultats obtenus chez les autres espèces leur sont comparables, dans des limites qu'il est impossible et sans doute vain de préciser ici. Je tiens à dire seulement que chez les Thomises les temps m'ont paru spécialement rapides.

	6 jours environ avant l'exuviation	2 jours avant l'exuviation	Pendant l'exuviation	20 heures après l'exuviation	80 heures après l'exuviation	6 jours après l'exuviation	8 jours après l'exuviation
Granulocytes.....	30 %	12 %	10 %	10 %	15 %	25-30 %	40 %
Leucocytes hyalins...	55 %	0 %	0	0	5 %	15 %	55-60 %
Cellules à enclaves éosinophiles.....	2 à 5 %	0	0	0	0	0	1 à 2 %
Cellules vacuolaires — petites....	10 %	15-20 %	0	0	10 %	5 %	0
— moyennes.	0	50 %	0	0	30 %	2 %	0
— grandes...	0	20 %	90 %	90 %	40 %	0	0

Si je compare le résultat de mes observations aux indications fournies par les travaux précédents, je relève des divergences de fait importantes, qui entraînent évidemment des interprétations fort différentes.

WAGNER soutient que la transformation vacuolaire porte sur l'ensemble des cellules, donc atteint aussi les granulocytes. Il prétend avoir vu des formes intermédiaires entre ceux-ci et la cellule vacuolaire caractérisée. Il remarque que le nombre des granulocytes diminue jusqu'à l'exuviation pour

revenir après celle-ci à son taux normal et explique ces variations par le changement d'état des cellules granuleuses.

Je nie absolument l'existence de formes de passage, après une étude véritablement attentive des stades les plus divers. D'autre part, je crois seulement relatives la diminution puis l'augmentation du nombre des granulocytes que WAGNER croyait absolues ; et je les explique tout naturellement par l'augmentation (mitoses) puis par la diminution (destructions globulaires) des éléments de la série hyalino-vacuolaire.

KOLLMANN, comme je l'ai fait prévoir ailleurs, a sur la mue une opinion très particulière, appuyée sur l'étude de quatre *Tegenaria atrica* C. Koch. Il considère non seulement qu'il existe normalement dans le sang un certain nombre de cellules vacuolaires, mais que celles-ci ne participent aucunement, et pas plus d'ailleurs que les autres éléments normaux du sang, aux processus formateurs des cellules caractéristiques de la mue. Celles-ci, les « cellules supplémentaires », n'ont qu'une ressemblance apparente (grande taille, sphéricité) avec les cellules vacuolaires : elles sont, dit-il, « trop différentes des cellules vacuolaires normales du sang pour qu'on puisse admettre que ce sont deux états différents d'un même élément, d'autant plus que je n'ai pas trouvé de termes de passage ».

Il les décrit comme des cellules pleines, de 15 à 18 μ de diamètre, à noyau sphérique, dont le protoplasme contient un certain nombre d'enclaves osmioréductrices. Les éléments sont fréquemment associés par deux ou trois, peuvent même former des plages évoquant l'aspect d'un « tissu incomplètement dissocié », que l'auteur n'hésite pas à identifier aux nephrocytes à carminate du cephalothorax. Ceux-ci, conclut-il, « au moment de la mue se dissocient et passent dans la circulation ».

A moins que *Tegenaria atrica* C. Koch, dont je n'ai pu me procurer d'exemplaires déterminés avec certitude, soit tout à fait différente des autres Araignées et en particulier de *Tegenaria domestica* Clerck que j'ai étudiée en séries complètes, la théorie de KOLLMANN ne me paraît pas défendable et pour les raisons suivantes :

1° D'une façon absolument générale en période de mue, les leucocytes hyalins disparaissent complètement du sang, parce qu'ils se transforment en cellules vacuolaires ; cette transformation est rendue évidente par le grand nombre des figures de passage que l'on peut observer aussi bien dans le sang circulant que dans les lacunes.

2° Lorsque la mue est terminée, jamais on n'observe dans le sang de cellules vacuolaires. Cette constatation est des plus nettes si l'on examine des Araignées ayant atteint l'âge adulte, ayant par conséquent subi leur dernière mue. Dans le cas d'un animal encore en croissance, on peut, si l'on ne définit la mue que par les modifications externes qu'elle entraîne, prendre pour des Araignées au repos des animaux qui subissent déjà les premiers phénomènes préparatoires de l'exuviation. C'est sans doute ce qui est arrivé à KOLLMANN, et ce qui lui a fait considérer les cellules vacuolaires comme constantes. S'il avait pu étudier des séries de stades suffisamment rapprochés, non seulement il aurait vu qu'il existe des formules sanguines absolument dépourvues de cellules vacuolaires, mais il aurait pu constater l'existence de toutes les formes désirables de transition entre le leucocyte hyalin et la cellule vacuolaire totale :

3° L'assimilation des nephrocytes aux cellules caractéristiques de la mue a contre elle des arguments décisifs :

C'est d'abord la non identité morphologique entre les cellules fixes du cephalothorax et les éléments de la mue. Leurs caractères s'opposent deux à deux : les nephrocytes sont ovalaires, atteignent 40 μ de diamètre, ont fréquemment deux noyaux toujours plus ou moins centraux, contiennent constamment des enclaves d'excrétion qui sont disposées au centre d'un protoplasme abondant finement granuleux ; les éléments de la mue sont sphériques, ont moins de 20 μ de diamètre, n'ont qu'un seul noyau rejeté à la périphérie, ont un protoplasme très réduit, d'aspect fondû, ne contenant jamais d'enclaves d'excrétion.

C'est ensuite le fait que chez un animal en mue le nombre total des éléments caractéristiques de la mue est, chez toutes

les espèces que j'ai étudiées, supérieur, et quelquefois de beaucoup, au nombre total des nephrocytes normalement contenus dans le cephalothorax. De plus, si le point de vue de KOLLMANN était exact, on devrait, au niveau des amas thoraciques, constater soit une diminution du nombre de ces éléments en rapport avec leur émigration, soit un nombre suffisamment considérable de figures de mitoses. Or, il n'en est rien, et aucune différence d'aspect quant aux athrocytes ne permet de dire si l'on a sous les yeux un thorax d'Araignée en mue ou d'Araignée au repos.

C'est encore le fait que les figures d'accolement par deux ou par trois entre éléments de la mue, que KOLLMANN considère comme le témoignage qu'ils proviennent d'un tissu dissocié, doivent s'interpréter à mon sens comme la manifestation d'un pouvoir d'adhésion considérable entre des éléments nés libres, qui leur donne secondairement l'aspect d'un tissu réticulé. On ne voit pas d'ailleurs très bien comment, après un déplacement aussi important que celui qui amènerait les nephrocytes cephalothoraciques, par la voie vasculaire, dans des lacunes abdominales, des lambeaux de tissu pourraient se trouver encore intacts. Il faut remarquer en outre qu'en leur lieu d'origine les nephrocytes sont beaucoup plus lâchement unis entre eux que ne le paraissent entre elles les cellules de la mue comprimées dans les lacunes.

S'il était encore besoin d'un argument, on pourrait tenter de faire une expérience que faute de temps je n'ai pu encore réaliser, et qui consisterait à injecter au carminate d'ammoniaque une Araignée non adulte, et à attendre la mue suivante pour la sacrifier : on verrait alors si le carminate, normalement fixé par les athrocytes et conservé par eux pendant plusieurs semaines, se retrouve ou non dans les éléments du sang circulant.

Rien de ce que je viens de dire n'est contradictoire avec le fait qu'il existe normalement dans l'abdomen, au voisinage du bord dorsal de la lacune pulmonaire, un petit îlot d'athrocytes ayant les mêmes caractères que les athrocytes cephalothoraciques et baignant comme eux dans le liquide

sanguin. Aucune modification n'y apparaît au cours de la mue; lorsque, au moment de celle-ci, la lacune pulmonaire se remplit d'éléments vacuolaires, on peut constater directement, grâce à leur voisinage, les différences morphologiques qui séparent les deux ordres d'éléments.

C. — *Cause des variations.*

Je viens de passer en revue les caractères curieux et importants que présente le sang des Araignées en période de mue. Comment s'expliquer le mécanisme de ces profondes transformations ?

WAGNER croyait qu'un ralentissement de la circulation chez les animaux qui se préparent à muer conditionne les modifications observées. Il fondait son opinion sur l'expérience suivante : il choisissait une Araignée de grande taille, parvenue au début d'une mue, et lui sectionnait une patte; il établissait la formule sanguine de la goutte perlant hors du segment proximal (il comptait 10 vacuolaires pour 50 hyalins et 40 granuleux); après avoir abandonné à elle-même pendant une heure la patte sectionnée, il exprimait le sang qui y était contenu et en cherchait la formule; il trouvait alors 80 vacuolaires, pour 10 hyalins et 10 granuleux. Il n'observait ces différences entre les deux numérations successives que si l'Araignée était plus ou moins près de la mue; un animal au repos possédait toujours deux formules concordantes.

WAGNER expliquait ses résultats en disant que c'est la stagnation du sang de la patte sectionnée, chez la bête en mue, qui détermine les changements globulaires observés, et que par conséquent, dans les conditions naturelles, c'est le ralentissement général du cours du sang qui déclenche les modifications sanguines de la mue.

Il me semble beaucoup plus sage de n'interpréter le résultat de WAGNER que comme une preuve de l'instabilité de la formule sanguine et des variations rapides qui peuvent s'y manifester quelque temps avant ou après l'exuviation. Il me paraît en tous cas arbitraire de ne retenir que le facteur « ralentissement de la circulation » dans le complexe de

conditions variées et anormales auxquelles une patte sectionnée se trouve soumise.

Ce que je viens de dire s'applique encore mieux si possible à une deuxième expérience citée par WAGNER à l'appui de sa conception et qui consiste à prélever une grosse goutte de sang chez une Araignée près de la mue, à établir la formule sanguine d'après cette goutte, d'une part aussitôt après la saignée, d'autre part après une station d'une heure environ en chambre humide, et à comparer les chiffres obtenus. Il constate alors que pendant que la préparation était abandonnée à elle-même un grand nombre d'éléments sont devenus vacuolaires; il attribue encore une fois ce changement à l'absence de circulation. Peut-être des conditions aussi anormales ont-elles déterminé ici de véritables altérations des cellules, une vacuolisation pathologique de certains leucocytes, etc...

J'incline à penser que le ralentissement de la circulation est l'effet, et non la cause, des transformations sanguines. Il dépend à la fois de l'élévation du nombre des leucocytes, de la taille fort accrue de ceux-ci et de leurs propriétés adhésives; enfin de l'augmentation de la viscosité du plasma.

Je ne puis mieux me représenter le mécanisme déterminant des modifications sanguines qu'en supposant à leur origine la faculté temporaire qu'acquièrent les globules (cellules vacuolaires) d'absorber l'eau contenue dans le plasma. En effet, à mesure que les cellules se gonflent, il est fort frappant de voir celui-ci épaisir davantage. Après l'exuviation, l'échange se ferait en sens inverse et déterminerait un retour progressif à l'état normal.

J'ai tenu à étudier les variations de l'alcalinité et de l'acidité ioniques du sang pendant la mue, et cela pour deux raisons principales : d'une part, parce que les modifications de cet ordre accompagnent souvent des changements dans l'hydratation; d'autre part parce que des variations du pH ont déjà été mises à l'origine de crises cinétiques. (DUSTIN.)

J'ai systématiquement recherché ces variations par la méthode colorimétrique d'évaluation du pH. Je sais que cette

méthode n'est, comme le dit CLARKE, qu'un « rough measurement » et qu'il aurait été plus rigoureux d'avoir recours au procédé électrométrique. Ce dernier n'est malheureusement pas applicable aux Araignées de nos pays, toujours de petite taille, et dont le sang ne peut être recueilli rigoureusement à l'abri de l'air. Les résultats que j'ai obtenus offrent malgré tout quelques garanties par suite de la constance des chiffres trouvés, et par le fait que les divers indicateurs appliqués au même objet m'ont donné des résultats convergents.

J'ai pratiqué des examens sur toutes sortes d'Araignées; celles que j'avais choisies en dehors de la période de mue m'ont fourni, quels que soient leur âge, leur sexe, leur état nutritif ou génital, des chiffres constants que je situe aux environs de 8,3 : virage intense au pourpre de bromophénol, virage moyen au rouge de phénol, virage très léger au rouge de crésol. On ne peut manquer d'être frappé de l'alcalinité relativement considérable révélée par ces résultats, que j'ai vérifiés avec d'autant plus de soin qu'ils m'avaient surpris à première vue. Ils concordent d'ailleurs tout à fait avec ceux que M. DUVAL a très récemment (1925) indiqués pour le sang des Crustacés et des Mollusques.

J'ai recherché le pH à toutes les phases de la mue. Je n'ai pu constater aucune différence avec le chiffre précédemment obtenu. Aucune relation de cause à effet ne peut donc être établie entre un pH parfaitement stable et les variations sanguines qui précèdent ou suivent l'exuviation.

II. — PHYSIOLOGIE DES LEUCOCYTES.

Les propriétés physiologiques des leucocytes peuvent être rangées sous cinq chefs : mouvements amiboïdes, phagocytose, rôle excréteur, rôle respiratoire, rôle nutritif.

A. *Mouvements amiboïdes.*

Je les ai déjà signalés. Ils sont d'observation facile sur les granulocytes et sur les petits leucocytes hyalins. WAGNER, puis CATTANEO, qui les ont étudiés, en ont décrit l'essentiel. Les pseudopodes formés diffèrent suivant la cellule considé-

rée : courts, arrondis à leur extrémité, souvent renflés chez le petit ou moyen leucocyte hyalin (Figure XXIX), ils sont toujours longs et effilés, souvent bi ou trifides chez le granulocyte (Planche V, figure 41). Celui-ci présente aussi quelquefois un pseudopode unique, massif, qui bientôt se divise à son extrémité en fines languettes. L'expansion et la rétraction sont très rapides.

Les grands leucocytes hyalins, les cellules vacuolaires, ne m'ont jamais montré de mouvements amiboïdes, non plus que les cellules à enclaves oxyphiles, sur lesquelles CUÉNOT, je le rappelle, avait observé des mouvements particuliers de reptation.

B. *Phagocytose.*

Elle n'a été étudiée que par KOWALEWSKY (1894) qui injecta des bacilles de l'anthrax à quelques Araignées et ne vit d'images de phagocytose que dans les « globules libres » des mailles du « tissu conjonctif », c'est-à-dire dans les leucocytes contenus dans la lacune sanguine qui baigne les nephrocytes du cephalothorax. Il appelle improprement — ainsi que CUÉNOT le fait justement remarquer — ces éléments libres « cellules phagocytaires du corps adipeux » : on sait en effet que la couche d'athrocytes présente chez les Araignées n'a rien de commun avec un corps adipeux.

J'ai repris cette étude par les méthodes classiques au carmin et à l'encre de Chine et j'ai pu m'assurer d'une part que la phagocytose peut se manifester en tous les points du corps et n'est nullement localisée à la région périnephrocytaire; d'autre part qu'une seule catégorie d'éléments sanguins, celle des leucocytes hyalins, se montre capable de capturer les grains colorés introduits.

Il est remarquable de constater qu'il n'existe chez les Aranéides aucun organe proprement phagocytaire tel qu'on en a décrit de très variés dans des groupes voisins : Gryllidés, Acridiens, Forficules, Chilopodes, Scorpionides, etc., pour ne citer que des Trachéates.

La phagocytose semble du reste n'avoir qu'une importance très secondaire dans les processus de défense de l'Araignée. Les leucocytes témoignent d'un empressement très relatif,

même chez les animaux en bon état et dont l'activité se maintient intégrale après l'injection, à absorber les particules injectées. J'ai pu observer par ailleurs des individus infectés par des microbes et n'y ai rencontré aucune figure de phagocytose.

C. *Rôle excréteur.*

Les globules sanguins ne semblent pas participer à la fonction excrétrice. En effet, d'une part on ne voit jamais dans les leucocytes d'enclaves que leur nature chimique puisse faire considérer comme excrémentitielles ; d'autre part, jamais on ne peut saisir de figures d'élimination globulaire par aucune des voies digestive, cutanée ou respiratoire. Ce fait est d'autant plus remarquable que chez nombre d'Invertébrés le rôle excréteur des leucocytes atteint un développement considérable (cf. en particulier les études de CUÉNOT sur les Echinodermes, les Bryozoaires, les Oligochètes, les Mollusques; de FAGE sur les Annélides Polychètes; de TURCHINI sur les Mollusques, etc...).

D. *Rôle respiratoire.*

J'ai montré en étudiant le plasma que celui-ci ne contient aucun pigment respiratoire. Les globules n'en contiennent pas davantage et rien ne permet de leur attribuer un rôle quelconque dans le transport de l'oxygène. J'incline à reporter ce rôle sur le plasma, pour des raisons déjà développées antérieurement. (cf. p. 133).

E. *Rôle nutritif.*

Les leucocytes de l'Araignée jouent dans les phénomènes de la nutrition un rôle important dont témoignent principalement les enclaves lipidiques contenues dans les leucocytes hyalins. Ces enclaves se montrent sensibles aux variations du régime alimentaire. Toujours abondantes chez l'animal bien nourri, elles disparaissent progressivement par le jeûne. Chez *Amurobius similis* Blackwall, espèce sensible, au bout de dix-huit jours d'inanition elles peuvent se montrer déjà réduites. Chez les autres espèces la diminution est plus lente.

En particulier, chez *Teutana triangulosa* Walck, très résistante, elles existent encore aux environs du quarantième jour. Les temps nécessaires pour que les enclaves commencent à diminuer, et pour qu'elles disparaissent, sont propres à l'espèce et ne peuvent guère être prévus.

Inversement, la quantité de boules lipoïdes contenues dans les leucocytes augmente parallèlement à l'enrichissement du régime alimentaire. Mais l'influence ne se manifeste qu'avec un certain retard : une Araignée moyennement nourrie, puis suralimentée pendant six jours et sacrifiée, ne montre pas encore au bout de ce temps des variations appréciables de ses lipoïdes globulaires.

Je dois maintenant poser la question du rôle physiologique des autres enclaves leucocytaires — et d'abord des enclaves particulières contenues dans les granulocytes.

CUÉNOT (1891) a émis l'hypothèse que les cellules pouvaient avoir une fonction albuminogène et se charger de sécréter les protéines contenues dans le plasma. Cette intéressante suggestion n'a reçu depuis aucune confirmation; mes recherches sur les Araignées ne m'ont apporté aucun argument en sa faveur.

Tous les autres observateurs qui ont jusqu'à présent étudié les leucocytes granuleux chez les Invertébrés sont d'accord pour leur attribuer un rôle accumulateur de réserves, celles-ci étant destinées à être rendues à l'organisme lorsque la nourriture fait défaut ou lors de l'élaboration des produits génitaux.

Je rappellerai brièvement, avant d'exposer mes propres résultats, les travaux, d'ailleurs connus, qui ont fait naître et qui ont contribué à soutenir cette conception.

Au cours d'un travail sur les Cirratuliens, CAULLERY et MESNIL (1898) rapportent l'observation, maintes fois citée depuis, que chez *Dodécaceria concharum* les granulations acidophiles disparaissent au cours du développement des produits sexuels.

KOLIMANN (1908) faisant jeûner des *Carcinus maenas*, voit diminuer régulièrement le nombre des leucocytes granuleux et apparaître des leucocytes à granulations rares, formes intermédiaires témoignant de la différenciation des élé-

ments. Si on renourrit par la suite abondamment l'animal, les leucocytes granuleux augmentent de nombre et peuvent même dépasser le nombre initial. Au cours de la mue se produit également un fléchissement notable de la quantité des leucocytes granuleux; car, remarque l'auteur, « un Crabe qui mue ne mange pas et vit sur ses réserves ». Les femelles formant leurs œufs montreraient aussi une diminution de ces éléments. Enfin, la présence de parasites (Microsporidies, Sacculines) abaisserait le nombre des granulocytes, sans doute par suite d'un trouble de nutrition. KOLLMANN pense qu'il se produit des variations analogues chez *Armadillo* (Isopode), ainsi que chez les *Unio* et les *Anodontes* (Lamellibranches), bien que ses observations sur ce matériel n'aient pas été décisives.

Marcel PRENANT conclut de ses études sur les rhabdites des Turbellariés, qu'il homologue aux granulations leucocytaires éosinophiles, et sur le parenchyme des Plathelminthes (1922), que rhabdites et corps érythrophiles jouent le rôle de réserves de nucléoprotéides.

ROMIEU (1923), chez les Polychètes, voit diminuer de façon constante, à l'époque de la maturité sexuelle, les enclaves graisseuses et les enclaves albuminoïdes oxyphiles des éléocytes, et observe en outre une raréfaction de ces éléments dans les formes hétéronéridiennes.

Les faits suggestifs que je viens de rapporter, qui émanent d'observateurs de grand mérite, forment un ensemble convergent qui témoigne dans le sens d'une fonction accumulatrice de réserves des granulocytes. Je m'attendais donc, lors d'une étude analogue sur les Aranéides, à faire des constatations de même nature. Les résultats que j'obtins en examinant des frottis d'animaux à des états de nutrition divers me parurent très satisfaisants en ce qu'ils vérifiaient mes vues théoriques : le jeûne entraînait en général une diminution notable du nombre des leucocytes dans le sang, d'autant plus accentuée que l'inanition était plus complète et plus prolongée. Pour confirmer ces résultats, j'examinai des coupes sériees des animaux en état de jeûne qui m'avaient préalablement fourni du sang, et je fus stupéfait de voir dans leurs lacunes, et

même immigrés, dans les tissus, des granulocytes en grand nombre, qui s'étaient visiblement retirés de la circulation vasculaire. Entre autres, une Thomise à laquelle j'ai déjà fait allusion ailleurs, et que j'avais sacrifiée mourante de faim, me montra autour du cloaque, sous l'hypoderme, autour du ganglion thoracique, dans les feuillettes du poumon, etc., des granulocytes qui, obéissant à je ne sais quel tactisme, formaient autour des organes de véritables couronnes.

En ce qui concerne les Araignées, je ne puis donc souscrire à l'opinion classique qui fait du granulocyte des Invertébrés un accumulateur de réserves protéiques. En ce qui concerne les groupes qui ont été étudiés antérieurement, on peut se demander dans quelle mesure certaines des observations que j'ai rapportées conserveraient leur signification actuelle si à l'examen du sang circulant venait s'ajouter celui de l'ensemble des tissus de l'animal. Peut-être, chez les Crabes de KOLLMANN, sur lesquels ont été faites les séries d'expériences les plus précises, le jeûne entraînait-il, comme chez l'Araignée, une immigration de granulocytes dans les régions profondes du corps. La vérification de cette hypothèse est malheureusement très difficile sur *Carcinus maenas*, déjà de trop grande taille pour qu'on puisse en obtenir des coupes totales sériées. Peut-être serait-il intéressant d'effectuer le contre-examen que je propose sur des Crustacés de petites dimensions.

Aucune raison théorique ne me permet d'ailleurs de prévoir ou seulement de désirer une identité de réaction chez les Crustacés et chez les Araignées. Contrairement à ce que pense KOLLMANN, je suis loin d'être persuadé, en effet, que les granulocytes de deux groupes d'Invertébrés puissent être considérés comme homologues; de même que, malgré l'incontestable parenté chimique établie dans certains cas, je ne suis pas porté à rapprocher très étroitement du granulocyte d'un Invertébré le leucocyte éosinophile du Vertébré.

Je voudrais maintenant attirer l'attention sur le fait que certains des auteurs qui ont défendu le rôle accumulateur de réserves des leucocytes granuleux voient dans les granulations de ces éléments l'homologue de la granulation éosinophile des Mammifères. Or celle-ci n'a jamais été et ne saurait être considérée comme une enclave de réserve; tout ce qu'on sait de la cellule éosinophile des Mammifères va à l'encontre d'une telle hypothèse. Il y a ici une contradiction surprenante,

de nature à affaiblir la confiance que l'on peut avoir dans l'une ou l'autre des interprétations proposées.

Il résulte de mes observations que les granulations leucocytaires de l'Araignée ne sont pas quantitativement atteintes par le jeûne. Peut-être subissent-elles par contre des modifications qualitatives : car, si dans les conditions normales un nombre variable d'entre elles se montre capable de réduire l'acide osmique, lors de l'inanition ce nombre est extrêmement diminué. Dans le cas de jeûne très avancé on ne trouve plus de cellules à granulations osmioréductrices⁽¹⁾. Mais on rencontre un plus grand nombre de cellules à grains éosinophiles, et ceux-ci sont remarquables par la franchise de leur affinité pour l'éosine. Cette dernière transformation parfois fort nette des enclaves traduit une modification chimique de leur nature que je suis actuellement incapable d'interpréter.

J'ai fini d'exposer ce que je sais du rôle des enclaves des granulocytes. Il me reste à dire quelques mots de la signification de celles que contient la cellule de Cuénot. Je serai malheureusement assez bref sur ce point, n'ayant pu établir le déterminisme de leur formation. L'inconstance de ces éléments, dans les conditions normales, rend incertaine l'interprétation des cas où il semble que l'action de certains facteurs — par exemple le jeûne — les fasse disparaître. Tout ce que je puis dire à ce sujet, c'est que je ne les ai jamais rencontrées chez les animaux inanitiés que j'ai examinés. Il y a là un argument en faveur de leur rôle possible de réserves protéiques.

Elles semblent aussi manquer totalement au moment de l'exuviation, pendant les quelques heures qui précèdent, et pendant les quelques jours qui suivent celle-ci ; je ne puis préciser le mode de leur disparition.

F. Rôle peroxydasique.

On sait que chez les Vertébrés la fonction peroxydasique

(1) L'examen de quelques pièces nouvelles m'oblige à restreindre la portée de cette assertion : deux *Epeires* en état de jeûne avancé possédaient encore de nombreux granulocytes osmio-réducteurs.

est dévolue au seul leucocyte polynucléaire. Chez les Invertébrés au contraire elle est parfois confiée à des leucocytes hyalins, ainsi que Marcel PRENANT l'a montré chez les Turbellariés.

J'ai pratiqué sur les divers éléments du sang de l'Araignée la recherche des peroxydases, à l'aide du réactif de Madelung, suivant la technique de Marcel PRENANT : mes résultats ont toujours été négatifs.

HÉMATOPOIÈSE

L'hématopoïèse présente chez les Araignées cette particularité remarquable d'être exclusivement intracardiaque ; le renouvellement des cellules sanguines est assuré par le bourgeonnement de la couche la plus interne des fibres striées de la paroi du cœur. Ce bourgeonnement est continu, et se prolonge non seulement pendant toute la période de croissance de l'animal, mais aussi alors que celui-ci est adulte, qu'il a subi sa dernière mue.

HISTORIQUE.

La littérature scientifique ne contient que bien peu de renseignements sur l'hématopoïèse chez les Aranéides; les seuls travaux qui s'y rapportent sont ceux de CUÉNOT (1891 et 1897) sur « le sang et les glandes lymphatiques des Invertébrés »; celui de KOLLMANN (1908) sur les leucocytes et le tissu lymphoïde des Invertébrés; celui de FRANZ (1904) sur la structure du cœur et l'origine des cellules sanguines chez les Araignées.

CUÉNOT a cherché en vain un organe formateur de globules chez *Epeira diademata* Clerck et chez *Tegenaria domestica* Clerck. Il admet que le remplacement des globules est uniquement assuré par la multiplication de ceux qui existent déjà dans le sang.

KOLLMANN n'a pas trouvé non plus d'organe hématopoïétique; en étudiant *Lycosa radiata* Latr. et *Tegenaria parietina* L., dont il a cependant examiné des coupes totales

sériées. Il conclut, comme CUÉNOT, que les nouveaux éléments sanguins proviennent exclusivement de la division des leucocytes déjà existants.

FRANZ a eu le mérite d'établir le premier le rôle hémato-poïétique de la paroi cardiaque et de décrire quelques-unes des figures qui correspondent à cette fonction; aussi, malgré des inexactitudes de détail et des lacunes, ses descriptions m'ont-elles été utiles et ont-elles servi de point de départ à mes propres recherches, dont je vais maintenant exposer les résultats.

On sait que chez les Arthropodes la paroi des gros vaisseaux et même du cœur n'est tapissée par aucun revêtement endothelial ayant l'aspect habituel; la paroi cardiaque est seulement formée par une double couche musculaire, revêtue en dehors par le feuillet interne du péricarde. La question est encore discutée de savoir si la couche musculaire interne représente ou non un endothelium modifié (BERG, SCHNEIDER).

Des deux couches musculaires, l'externe, longitudinale, est mince et continue, l'interne au contraire est épaisse et discontinue; elle est constituée par une succession de fibres semiannulaires qui se soudent et s'entrecroisent sur les lignes médianes supérieure et inférieure et apparaissent sur les coupes longitudinales paramédianes sous forme de piliers en saillie dans la lumière; ce sont elles qui sont le siège de l'hématopoïèse; c'est d'elles seules qu'il sera question désormais.

La fibre cardiaque au repos se décompose en deux zones très nettes : 1° une zone axiale, formée d'un faisceau de fibrilles, qui contient, souvent quoique non régulièrement, en son centre, une file de noyaux allongés, très rapprochés, assez fortement chromatiques, entourés d'un peu de sarcoplasme; les fibrilles sont nettement striées; 2° une zone périphérique dont le bord libre est à peu près rectiligne et qui est uniquement formée d'un sarcoplasme fortement granuleux; elle contient des noyaux arrondis, peu chromatiques, au niveau desquels le bord libre bombe légèrement dans la lumière. Ces noyaux sont plus ou moins régulièrement espa-

cés, mais le plus souvent on les rencontre isolés les uns des autres. Ils contiennent d'ordinaire un nucléole acidophile.

Lorsque la fibre cardiaque entre en activité hémato-poïétique, son aspect se modifie, mais seule la couche sarcoplasmique externe participe aux phénomènes.

On y voit d'abord les noyaux se multiplier; la division est directe, et aboutit à la formation de couples ou de tétrades; dans quelques cas les mitoses successives et rapprochées aboutissent à une disposition en file serrée de 6 à 10 noyaux qui résultent des divisions. L'aspect clair, pauvre en chromatine, de ceux-ci tranche avec la forte colorabilité des noyaux axiaux demeurés au repos.

Le protoplasme participe bientôt au processus par les changements d'état suivants : on le voit faire saillie dans la lumière au niveau des noyaux néoformés, en même temps qu'il devient plus finement grenu; lorsque plusieurs noyaux sont contigus la saillie protoplasmique leur est d'abord commune (Figure XXXI.), mais bientôt chacun des bourgeons primaires se fragmente grâce à des incisures plus ou moins profondes en un certain nombre de bourgeons secondaires uninucléés. C'est à partir de ce moment que leur différenciation en hémoblastes commence : le protoplasme perd sa structure sarcoplasmique pour devenir plus homogène, plus dense ; surtout il acquiert la basophilie qui caractérisera le jeune élément sanguin. La pédiculisation du bourgeon se précise de plus en plus. Le noyau augmente de volume, s'arrondit, et devient beaucoup plus colorable; sa chromatine se dispose en grains plus gros. Le nucléole acidophile ne manque que très rarement.

A partir de cet état le bourgeon est capable de se détacher de la paroi cardiaque et de devenir un hémoblaste. On trouve en effet dans le sang circulant, mais plus particulièrement dans la lumière du cœur, des cellules jeunes ayant les mêmes caractères cytologiques que les bourgeons que j'ai décrits. Mais le détachement du bourgeon à l'état d'hémoblaste ne paraît pas obligatoire; il semble bien que la cellule sanguine primordiale puisse évoluer plus complètement sans quitter la fibre qui lui a donné naissance. C'est ainsi que

certains bourgeons semblent pouvoir, avant de se détacher de la fibre musculaire, subir leur différenciation complète en granulocytes, que d'autres sont capables de subir *in situ*, au moment de la mue, un début de différenciation vacuolaire. Le

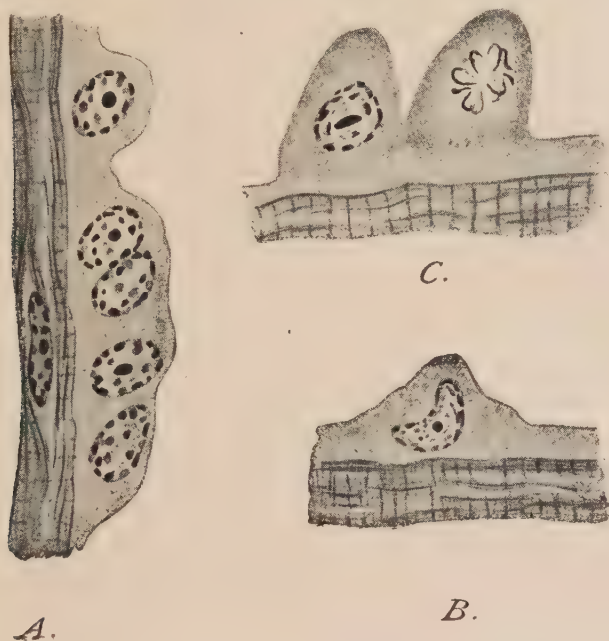


FIGURE XXXI. — Hématopoièse chez *Tetragnatha extensa*. $\times 1800$.
a : noyaux de la paroi cardiaque venant de se multiplier.
b : formation du bourgeon primaire.
c : deux hémoblastes prêts à se détacher ; l'un d'entre eux est en mitose.

bourgeon évolué peut être en outre le siège de mitoses ; je n'ai jamais observé celles-ci que chez les animaux en mue, mais dans tous les cas où elles existaient elles se sont montrées relativement fréquentes.

Le bourgeon évolué ou l'hémoblaste représentent la souche unique d'où dérivent tous les autres leucocytes. Cette notion de l'existence d'une seule lignée sanguine s'accorde avec les résultats de la plupart des travaux récents sur l'hématopoièse des Invertébrés. L'hémoblaste libéré se divise et se différencie. Les mitoses sont fréquentes et se produisent aussi bien dans

la cavité du cœur que dans le sang circulant; cependant on les voit surtout en des points des vaisseaux ou des lacunes au niveau desquels la circulation est ralentie.

A partir de l'élément souche, tous les intermédiaires s'observent avec les types suivants de cellules sanguines. Ils ont été décrits au début de ce chapitre, et il me suffit de les énumérer ici : leucocytes de la série hyaline, granulocytes, cellules de Cuénot.

Les cellules vacuolaires ne représentant qu'une différenciation temporaire et pour ainsi dire du deuxième degré, ne dépendent pas directement de la cellule souche.

Il m'a été impossible de préciser si le lymphocyte, qui naît à coup sûr directement de l'hémoblaste, constitue une étape obligatoire au cours de toutes les différenciations, ou si, comme je serais plus disposé à le croire, la cellule sanguine initiale peut se transformer directement en moyen leucocyte hyalin par exemple.

PROCESSUS CYTOLOGIQUES EN RAPPORT AVEC LA FORMATION DE LA SOIE

Les glandes séricigènes des Aranéides sont relativement bien connues au point de vue anatomique depuis les travaux de C. ASPTEIN (1889) ; mais les processus cytologiques de la formation de la soie n'avaient jamais été étudiés ⁽¹⁾. C'est d'eux seuls qu'il sera question ici, car ils entrent seuls dans le cadre de mon travail, bien que mes recherches m'aient révélé l'intérêt d'une étude morphologique comparée des diverses glandes et bien que la classification actuellement admise de ceux-ci mérite sans doute d'être révisée.

On distingue en général et je distinguerai dans ce chapitre six types anatomiques de glandes séricigènes :

- 1° la glande ampullacée,
- 2° la glande tubuliforme,
- 3° la glande aciniforme,
- 4° la glande piriforme,
- 5° la glande arborescente ou agrégée,
- 6° la glande du cribellum, propre à un petit groupe d'Araignées, les Cribellates.

La cytologie des quatre premiers types est assez comparable pour que je puisse n'en donner qu'une seule description. Le cinquième et le sixième type méritent d'être traités à part.

(1) J'ignore si JOHANSSON, qui a consacré en 1914 aux glandes séricigènes des Araignées un travail dont je n'ai pu, malheureusement, connaître que le titre, en a fait une étude histologique ou anatomique.

Je consacrerai en outre un paragraphe particulier aux glandes des Pholcides, qui ne se rapprochent d'aucune des autres.

L'absence d'études cytologiques antérieures sur les glandes séricigènes fait que j'aborderai directement l'exposé de mes recherches.

STRUCTURE DES GLANDES

Les glandes séricigènes, à quelque type qu'elles appartiennent, sont revêtues par une membrane nucléée, résistante, qui leur donne une grande cohésion et permet de les disséquer facilement. Cette membrane a souvent une structure fibrillaire mais ne contient jamais de fibres collagènes.

Structure commune aux glandes des types 1 à 5

Un epithelium d'aspect variable avec le type de glande considéré, mais toujours formé d'une seule rangée de hautes cellules cylindriques repose sur une mince basale et borde la lumière; celle-ci est plus ou moins arrondie.

La cellule glandulaire adulte est un élément très actif. Son noyau, chromatique, possédant un gros nucléole fuchsi-

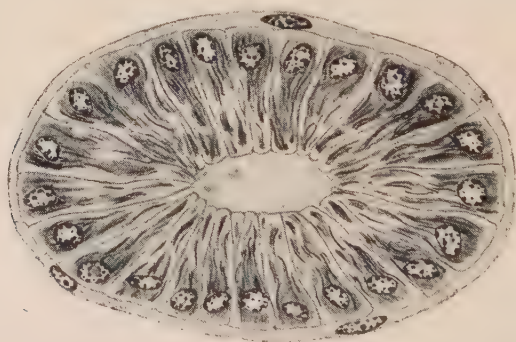


FIGURE XXXII. — Glande tubulaire jeune d'*Amaurobius*. Les cellules ne contiennent pas d'enclaves. Chondriome et ergastoplasme abondants. Membrane nucléée entourant la glande. $\times 300$.

nophile, garde un aspect uniforme pendant les diverses étapes de l'activité cellulaire et ne semble pas par conséquent participer directement aux phénomènes sécréteurs.

Le protoplasme proprement dit est d'abondance très variable suivant l'état et suivant l'âge de la cellule ; il occupe l'élément jeune tout entier (Figure XXXII), mais on ne le trouve plus que dans la moitié ou le tiers basal de l'élément adulte (Planche V, figure 44) ; dans certaines cellules à activité extrême, il peut ne former qu'une mince couronne autour du noyau, comprimé qu'il est avec celui-ci contre la basale par un grand nombre de boules de sécrétion. Dans tous les cas, il se montre remarquablement basophile et représente dans son aspect typique la formation connue sous le nom d'ergastoplasme.

Les méthodes appropriées révèlent un chondriome extrêmement abondant composé de mitochondries et de chondriocentes. Il m'a été impossible de confirmer ou d'infirmer sur cet objet l'interprétation admise par la plupart des auteurs actuels et d'après laquelle le chondriome serait entièrement responsable des formations ergastoplasmiques.

La sécrétion séricigène a lieu sous forme de boules ; celles-ci sont localisées à la région supranucléaire de la cellule, ce qui représente une zone plus ou moins étendue selon la situation, variable, du noyau. Elles sont parfaitement bien limitées, brillantes ; leur taille et leur colorabilité, constantes dans une même cellule et dans une même région glandulaire, peuvent servir à distinguer dans chaque glande deux zones différentes superposées, dont l'une, la plus importante, forme le corps, dont l'autre peut être nommée pièce terminale glandulaire puisqu'elle est immédiatement suivie par le canal excréteur.

Dans le corps les boules sont d'assez grande taille (3 à 4 μ), très acidophiles, mais présentant suivant les cas une affinité particulière, et constante, pour tel ou tel des colorants acides : éosine, jaune de Mars, fuchsine acide, vert lumière ; il y a là une preuve que la nature de la sécrétion peut varier légèrement d'une glande à l'autre. Je reviendrai plus loin sur ces différences.

Dans la pièce terminale, les boules sont plus petites (1 μ), leur chromaticité est toujours opposée à celle des boules du corps de la même glande (Planche V, figure 48) ; elles sont

basophiles ou amphophiles; leurs affinités coloratives oscillent entre ces limites et de telle façon qu'on observe des

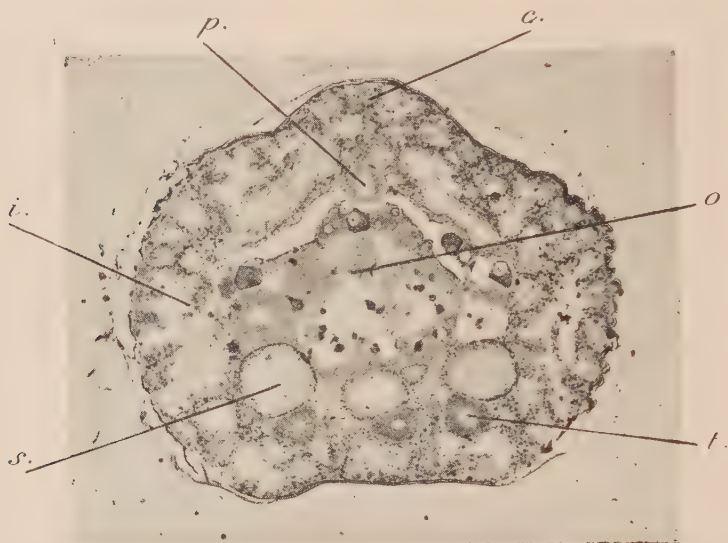


FIGURE XXXIII. — Coupe transversale d'un abdomen de *Salticus scenicus*, femelle à œufs incomplètement développés. $\times 45$.

s : glande séricigène ampullacée coupée au niveau du corps.

t : glande séricigène ampullacée coupée au niveau de la pièce terminale.

(*Salticus scenicus* appartient au groupe des Attides, qui est très pauvre en glandes séricigènes ; comparer avec la figure XXVII).

variations légères entre deux échantillons d'un même type de glande, des variations beaucoup plus marquées entre des types glandulaires différents.

J'ai déjà dit que les boules d'un même élément sont identiques ; mais dans la région frontière entre le corps et la pièce terminale on voit quelques rangées de cellules présenter un type intermédiaire et contenir à la fois les enclaves du corps glandulaire et celles de la pièce terminale (Planche V, figure 47).

Structure des glandes arborescentes

Les cellules des glandes arborescentes s'écartent du type général qui vient d'être décrit en ce que leurs boules sont

moins nettement individualisées que les précédentes : elles peuvent confluer plus ou moins avant la sortie hors du cytoplasme (Planche V, figure 43) ; de plus, elles montrent des affinités particulières pour le bleu coton IV B. (méthode de Masson).

Les glandes ne présentent pas de différenciation en deux zones distinctes ; cependant je crois que certains éléments particuliers qu'on rencontre disséminés dans tout le corps glandulaire peuvent être considérés comme homologues des cellules de la pièce terminale par la nature basophile, la taille petite, l'aspect bien limité de leurs granulations. Si mon interprétation est exacte, le segment terminal cesserait ici d'occuper la position qui le caractérise dans les autres groupes et existerait à l'état diffus.

La lumière des glandes arborescentes, au lieu d'être arrondie, régulière, comme celle des types précédents, est anfractueuse, en « carte de géographie » ; son diamètre est en général considérable.

Structure des glandes du cribellum

Les glandes du cribellum (Figure XXXIV) sont de très petite taille par rapport à toutes les autres et se réduisent à un acinus formé sur une coupe médiane de cinq à six cellules sécrétantes, toutes semblables, auxquelles s'ajoutent un ou plusieurs éléments siégeant au col de l'acinus et tout à fait comparables aux cellules centroacineuses des glandes salivaires et du pancréas des Mammifères. Comme ces dernières, tantôt elles se disposent en bordure autour de la lumière de la glande, tantôt leurs prolongements s'insinuent entre les cellules sécrétantes, et s'implantent sur la membrane propre. Leur protoplasme, d'aspect clair, ne contient pas d'enclaves ; leur noyau, de situation variable, n'offre aucun caractère particulier.

Les cellules sécrétantes ont en général un noyau basal et sont toujours plus ou moins bourrées de boules de sécrétion bien délimitées atteignant 3μ et se colorant faiblement par l'hémalum. Le protoplasme n'est que très légèrement basophile et a la même colorabilité que celle des boules ;

le chondriome est beaucoup moins développé que dans les éléments glandulaires des autres types ; comme je l'ai fait prévoir plus haut, il n'existe pas de pièce terminale ; la lumière de l'acinus est étroite et se continue directement

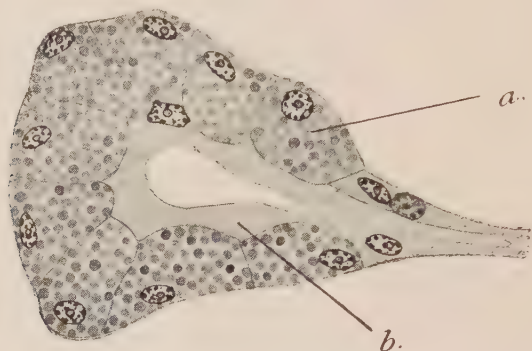


FIGURE XXXIV. — Glande du cribellum. *Amaurobius similis*. $\times 500$
a : cellule sécrétrice.
b : cellule centro-acineuse.

par celle du fin conduit chitineux qui prolonge la glande et amène le produit sécrété au dehors.

Structure des glandes spéciales des Pholcides

Il est remarquable de constater qu'une famille d'Araignées, les Pholcides, se distingue de toutes les autres par une structure très particulière de ses glandes séricigènes. On peut y distinguer cependant, comme dans le cas général, un corps et une pièce terminale. La forme des cellules du corps varie entre les deux types extrêmes suivants : 1° élément de très grande taille, beaucoup plus haut que large, présentant une forme en chandelier caractérisée par un pied plus ou moins épais et par une zone apicale élargie, à bord libre rectiligne (Planche V, figure 45). Cet élément, qui est une cellule jeune, se rencontre principalement dans le fond des glandes ; 2° éléments cubiques, ou plus larges que hauts, mais toujours massifs, appartenant au corps proprement dit. A diamètre glandulaire égal les cellules sont ici beaucoup moins nombreuses que dans les glandes des autres familles.

Les éléments de la pièce terminale sont relativement bas, presque cubiques, bien différents des hautes cellules cylindriques précédemment décrites.

Le noyau se présente sous deux aspects principaux : 1° lorsque la cellule qui le contient est au stade initial de l'élaboration, il est de très grande taille, central, ovalaire, quelquefois parfaitement arrondi. Sa chromatine se colore très fortement et affecte une disposition en très petits grains qui lui donne un aspect poussiéreux (Planche V, figure 45).

2° lorsque la cellule est plus ou moins bourrée de produits de sécrétion (Planche V, figure 46), le noyau, plus petit et dont la chromatine est disposée en grains plus gros, se rapproche beaucoup du noyau des glandes du type ordinaire; il contient souvent un nucléole acidophile; sa situation, plus profonde qu'auparavant, ne peut cependant être considérée comme basale.

Les enclaves de ces cellules sont dans la plupart des cas tout à fait semblables à celles des glandes habituelles; quelquefois cependant on voit les enclaves confluer dans les éléments de la grosse glande médiane, y former des flaques de grande taille avant d'être évacuées. Dans les cellules vidées, l'emplacement de la masse de sécrétion reste marqué quelque temps dans le protoplasme.

PROCESSUS SÉCRÉTEURS

Les glandes séricigènes sont le siège d'une activité sécrétrice et excrétrice considérable. L'intensité des oxydations qui doivent y avoir lieu peut être appréciée par le fait qu'un grand nombre de ramifications trachéales s'y rendent; nombreuses sont celles qui pénètrent dans le corps de la glande, qui s'insinuent entre les cellules épithéliales, alors que les muscles eux-mêmes; chez les Aranéides, ne sont qu'en contact indirect avec le système respiratoire. En outre les glandes séricigènes baignent largement dans le liquide sanguin; elles bordent en effet les grands sinus ventraux et sont toujours séparées les unes des autres et de l'ovaire par

une lacune. Ces rapports suggèrent l'idée que le sang apporte aux glandes les éléments nécessaires à la fabrication des substances séricigènes. Peut-être peut-on considérer les glandes comme de véritables filtres extrayant du sang une substance déjà à moitié élaborée ; c'est une manière de voir tentante pour qui interprète les résultats récemment obtenus par POLICARD et PAILLOT sur le Ver à soie ; je les rapporterai plus loin.

Quoi qu'il en soit, et afin de m'en tenir pour le moment aux faits que la cytologie apporte, je vais exposer ce que je sais sur la formation de la soie dans les cellules.

Les boules naissent constamment aux dépens du chondriome ; tous les intermédiaires existent entre le grain de sécrétion constitué et la mitochondrie proprement dite : on voit celle-ci augmenter de taille — son centre cesse d'être colorable par les méthodes mitochondriales — l'écorce reste sidérophile (méthode de Regaud) mais s'amincit de plus en plus à mesure que l'enclave grossit — elle finit par disparaître et le grain prend sa colorabilité définitive.

L'élaboration semble très rapide, car pour un nombre considérable de grains constitués on ne voit dans la cellule qu'un très petit nombre de formes intermédiaires. Je montrerai plus loin que cette sécrétion accélérée correspond aux conditions physiologiques dans lesquelles la glande est amenée à fonctionner.

Quel est le sort des produits élaborés à partir des mitochondries ? Bien que finalement tous doivent être évacués, deux cas sont à distinguer :

1° dans un premier cas, réalisé par les glandes arborescentes, il existe un cycle sécrétoire comprenant d'abord une période d'élaboration au cours de laquelle les boules s'accumulent ; localisées au début dans la partie apicale de l'élément, elles apparaissent ensuite également dans la région centrale et finissent par ne laisser libre d'enclaves qu'une mince zone basale, contenant le noyau. Jusqu'à ce moment la cellule est restée à peu près cylindrique. Une période de maturation s'ouvre alors, au cours de laquelle les enclaves

d'abord relativement bien individualisées augmentent de volume, puis confluent de plus en plus en une masse mûriforme et prennent un aspect muqueux, se colorent moins fortement que précédemment. La cellule n'est plus cylindrique, mais ovoïde, caliciforme. Dans la période d'excrétion enfin, la masse morulaire est évacuée toute entière dans la lumière et s'y liquéfie. La cellule vidée revient sur elle-même et se reconstitue.

En général le cycle sécrétoire se déroule indépendamment dans chaque élément ; mais on rencontre parfois des glandes dans lesquelles toutes les cellules — ou tout au moins des plages entières de celles-ci — sont au même stade.

2° dans le second cas, représenté par toutes les autres glandes, même par celles des *Pholcides*, et aussi bien par les corps glandulaires que par les pièces terminales, la sécrétion et l'excrétion, au lieu d'être cycliques, sont continues. La cellule peut quelque peu schématiquement être divisée en trois zones : la première, représentée par le tiers inférieur, contient le noyau, le cytoplasme et les mitochondries ; on n'y voit en général pas d'enclaves ; — la deuxième zone ou tiers moyen est la zone essentielle de l'élaboration ; les boules qui s'y forment s'accumulent dans le tiers supérieur ou troisième zone, d'où elles sortent isolément par le pôle apical (Planche V, figure 44) sans paraître subir de maturation ; les processus se succèdent avec un remarquable synchronisme pour toutes les cellules d'une même glande ; c'est seulement au niveau du fond des glandes jeunes que l'on rencontre des éléments d'un aspect différent, paraissant moins évolués, moins actifs, presque totalement privés d'enclaves.

Ce n'est guère que dans des cas exceptionnels que la cellule se remplit complètement de boules (rétention expérimentale de la soie par exemple). Même après des mois d'accumulation dans le cytoplasme, les enclaves ne paraissent subir aucune modification d'aspect ou de composition.

Dans le cas d'une excrétion normale, les boules quittent individuellement la cellule et on les voit isolément aussi se fusionner avec la masse visqueuse qui remplit la lumière : celle-ci est en effet presque constamment pleine et sert dans une large mesure de réservoir au produit sécrété ; ce rôle apparaît bien

nécessaire si l'on songe à la quantité considérable de soie que l'Araignée peut être amenée à utiliser dans un court espace de temps, lors de la capture d'une proie par exemple (Argiope emmaillotant une Sauterelle...) La réplétion constante de la lumière glandulaire correspond à ce fait frappant que les cellules ne sont pour ainsi dire jamais épuisées; dans les conditions normales, et sauf s'il s'agit d'éléments jeunes, on n'en rencontre aucune qui soit privée de boules; à mesure que la cellule excrète elle élabore si rapidement de nouvelles enclaves que la réserve qu'elle possédait se maintient.

Une coupe transversale de la lumière au niveau du corps glandulaire contient une masse homogène dont la colorabilité reste identique à celle des boules qui lui ont donné naissance. Au niveau de la pièce terminale, la lumière contient une masse bicolore (Planche V, figures 47 et 48) dont le centre correspond à la sécrétion du corps, cheminant vers la lumière — et dont la zone périphérique, de coloration différente, reproduit celle des enclaves de la pièce terminale, dont elle dérive; les deux sécrétions persistent indépendantes et reconnaissables un certain temps, gardent une colorabilité distincte; elles progressent ainsi dans les conduits excréteurs: mais elles finissent par s'y confondre en un cylindre homogène. Les

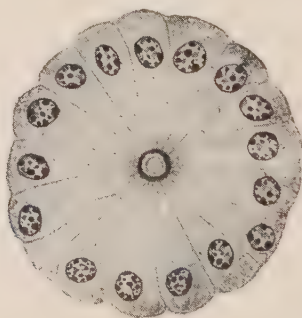


FIGURE XXXV. — Canal excréteur d'une glande ampullacée.
Intima chitineuse. Disposition radiaire des cellules. Dans la lumière,
substance séricigène homogène.
Epeira cornuta. $\times 400$.

influences qui s'exercent sur elles pendant le trajet et qui motivent ces transformations ne peuvent que difficilement être précisées. Y a-t-il seulement mélange intime, et celui-ci

résulte-t-il d'une action mécanique due à ce que toute pression exercée par l'animal sur le corps glandulaire en vue de faire jaillir la soie (contractions musculaires...) se répercute avec une force considérable dans le cylindre chitineux, rigide, très étroit, qu'est le canal excréteur ? Y a-t-il au contraire combinaison entre les deux sécrétions, au cours du cheminement ? Peut-on enfin attribuer un rôle dans cette transformation aux canaux excréteurs ? Ceux-ci en effet, bien que leur paroi interne chitineuse ne paraisse pas devoir faciliter les échanges, possèdent parfois des cellules annexes dont le caractère sécrétoire est manifeste, et qui montrent en particulier un chondriome abondant.

Je ne fais qu'énumérer ici les diverses hypothèses que l'observation histologique des glandes permet d'envisager ; aucun fait précis ne m'a autorisé jusqu'à présent à retenir particulièrement l'une d'elles.

Les images cytologiques que j'ai décrites chez les Araignées sont tout à fait différentes de celles qui ont été observées chez les larves de Lépidoptères ou de Trichoptères. L'opposition porte sur différents caractères dont les principaux sont les suivants :

1° chez les Chenilles, les noyaux des glandes séricigènes présentent un aspect remarquablement ramifié, dont HELM (1876) et GILSON (1890-94) ont donné d'excellentes figures ; on n'observe rien de semblable chez les Aranéides, dont les noyaux sont, comme je l'ai déjà dit, toujours parfaitement réguliers ;

2° chez ces mêmes Chenilles, dans les conditions ordinaires, la cellule ne renferme jamais aucun produit figuré ; le cytoplasme est par contre « rempli par un enchylème réfringent d'aspect vitré, donnant à la paroi de la glande une consistance visqueuse et élastique » (GILSON). Chez le Ver à soie qui s'apprête à filer son cocon, il se forme dans la cellule des bâtonnets brillants et parallèles qui semblent une condensation de l'enchylème précédent. En outre si, comme l'a fait l'auteur belge, on obture expérimentalement les glandes, celles-ci se dilatent et l'on voit apparaître dans le cytoplasme et même parfois dans le noyau quelques sphérules ayant l'aspect de la substance soyeuse.

On sait que dans toutes les glandes des Araignées, on observe constamment la formation de boules séricigènes bien limitées.

HISTOCHIMIE

La soie des Araignées a été beaucoup moins étudiée que celle des larves de Lépidoptères (*Bombyx* du mûrier), mais les chimistes reconnaissent une grande parenté entre les produits élaborés dans les deux groupes.

Chez *Bombyx mori*, le fil du cocon est constitué par deux corps, la séricine et la fibroïne; ils y demeurent distincts, la fibroïne formant l'axe du fin cylindre sécrété, la séricine (*Seidenleim* des auteurs allemands, grès des anciens auteurs français) formant un manchon cortical, ainsi qu'en témoignent les examens microscopiques de fils et l'étude de leurs réactions de solubilité.

Les réactions les plus caractéristiques de ces corps sont :

— pour la séricine : la solubilité dans l'eau bouillante surtout si elle est acidifiée (1 % d'acide chlorhydrique par exemple);

la solubilité très rapide dans le chlorure de Zinc même à froid;

la solubilité rapide dans les bases étendues.

— pour la fibroïne : l'insolubilité dans l'eau bouillante même acidifiée, dans l'alcool, dans l'éther, dans l'acide acétique, dans l'ammoniaque, dans les bases concentrées et chaudes;

la solubilité dans les acides minéraux concentrés et dans le chlorure de Zinc chaud;

la solubilité extrême dans l'oxyde de cuivre ammoniacal (liqueur de Schweizer) ou dans l'oxyde de Nickel ammoniacal.

J'ai voulu étudier microchimiquement la soie des Araignées et comparer mes résultats à ceux qui ont été déjà bien établis chez les Lépidoptères; le seul travail qui ait précédé mes propres recherches est celui de BALBIANI (1897), entrepris au cours d'investigations sur les « sécrétions de l'appar-

reil génital des Araignées ». J'indiquerai ses résultats à mesure que j'exposerai les miens.

Le premier fait qui frappe lorsqu'on regarde au microscope le produit de sécrétion des Araignées est que le fil de soie est homogène, tandis que, je l'ai dit plus haut, le fil du Bombyx est formé d'une moëlle et d'une écorce distinctes. BALBIANI reconnaît ce fait; mais il croit cependant, pour des raisons théoriques, à l'existence d'un « grès », c'est-à-dire de séricine, dans la soie des Araignées, et appuie son idée sur cette constatation que l'action ménagée de la liqueur de Schweizer ou de l'oxyde de nickel ammoniacal permet de différencier dans le fil un axe distinct du cortex. Il conclut de cette seule observation, et par comparaison avec les faits observés chez les Lépidoptères, que l'axe serait formé de fibroïne, la couche externe de séricine.

L'affirmation de BALBIANI est donc double : le fil de l'Araignée est composé de deux substances; ces deux substances sont la fibroïne et la séricine du Bombyx.

On peut objecter tout d'abord qu'un fil de soie formé de deux éléments distincts ne renferme pas obligatoirement ceux qui constituent le fil du Bombyx. De plus, l'observation de BALBIANI me semble insuffisante pour décider si les réactifs employés ont déterminé un changement de structure périphérique du cylindre sécrété ou s'ils ont réellement mis en évidence deux corps différents. La première hypothèse me semble plus vraisemblable. L'interprétation de BALBIANI se trouve en outre formellement contredite par le fait que les solvants de la séricine laissent la totalité du fil de l'Araignée absolument intacte.

Si l'on traite par les solvants de la fibroïne, comparative-ment à la soie du Lépidoptère, la soie du cocon de *Chiracanthium punctorium* Villers, que j'ai, comme BALBIANI, choisie pour matériel, on observe les réactions suivantes :

1° la liqueur de Schweizer, l'oxyde de nickel ammoniacal, l'hypochlorite de soude dissolvent rapidement les deux soies;

2° l'acide sulfurique concentré dissout les deux soies mais plus lentement celle de l'Araignée;

l'acide chlorhydrique concentré dissout la soie du Bombyx, attaque avec une extrême lenteur le fil de *Chiracanthium*;

l'acide nitrique concentré dissout lentement la soie du Bombyx, gonfle sans la dissoudre la soie de l'Araignée;

3° le chlorure de Zinc dissout la soie du Bombyx, ne dissout pas la soie de l'Araignée.

Il faut tenir compte dans l'interprétation de ces résultats du fait que la soie de l'Araignée est émise en fils beaucoup plus minces que celle du Lépidoptère. BALBIANI donne comme chiffres exprimant les diamètres 0,0028 mm. pour *Chiracanthium* et 0,018 à 0,015 mm. pour le Bombyx. Or, c'est la soie de *Chiracanthium* qui est la plus lentement attaquée.

Les réactions que j'ai pratiquées montrent que la composition chimique des deux soies n'est pas identique, et que la soie de l'Araignée est beaucoup plus résistante. Les corps qui la constituent sont donc tout au plus analogues à la fibroïne du Lépidoptère.

J'insiste encore sur le fait que les résultats indiqués ci-dessus ne concernent que le fil du cocon de *Chiracanthium*. En effet, il n'existe pas une soie mais des soies d'Araignées; comme BALBIANI l'avait entrevu, et comme j'ai pu le préciser, les soies des diverses espèces se comportent chimiquement assez différemment : ainsi les fils qui constituent les toiles de *Zilla Xnotata* Clerck sont beaucoup moins résistantes que celles du cocon de *Chiracanthium punctorium* : l'acide chlorhydrique les dissout très facilement. D'autre part une même espèce sécrète toute une série de soies différentes; c'est ainsi que chez les Araignées Orbitèles les soies des toiles sont plus attaquables que les soies des cocons; que les fils des toiles eux-mêmes ne sont pas uniformes : si l'on traite une toile de *Zilla* par l'acide chlorhydrique on observe une dissolution presque instantanée de certains fils, alors que d'autres, plus rares, ne sont détruits que très lentement. Il y aurait là toute une étude comparative à poursuivre.

De pareilles variations ne sauraient étonner l'anatomiste qui a constaté chez un même individu des types glandulaires morphologiquement distincts. Elles ne sauraient non plus surprendre l'histologiste qui a reconnu, comme nous l'avons fait plus haut, des différences dans la colorabilité d'enclaves appartenant à des glandes de même type. Ces différences

nettes et constantes traduisent évidemment une composition chimique dissemblable.

J'ai voulu utiliser microchimiquement, et retrouver au niveau des boules, les réactions obtenues précédemment sur la soie émise. Ayant constaté que les glandes étaient formées de deux segments superposés sécrétant des produits distincts, il était tentant de supposer que le segment à la fois le plus développé et le plus distal (occupant le fond) sécrétait la fibroïne, axiale dans le fil; la pièce terminale, plus courte et inférieure, sécrétant la séricine et la déposant autour du cylindre central.

Une première difficulté naissait de la constatation que la séricine n'est pas microchimiquement décelable au niveau du fil de soie émis. J'ai dû en outre constater qu'aucune des deux régions glandulaires, ni par le contenu de ses cellules, ni par celui de la lumière, ne présentait les réactions de la séricine.

Dans le but de préciser la nature des enclaves par rapport à la composition du fil excrété, j'ai voulu appliquer aux coupes de glandes les réactions de solubilité caractéristiques de la fibroïne. Les boules se sont montrées, quelle que soit leur origine, beaucoup plus résistantes aux agents chimiques que les fils émis : elles résistent assez longtemps à la liqueur de Schweizer, par exemple, plus longtemps encore aux acides concentrés. Je suis forcé d'admettre que le produit de sécrétion des cellules sérícigènes est une substance extrêmement résistante dont la transformation en soie n'a lieu tout au plus qu'à la partie terminale des canaux excréteurs, peut-être même immédiatement au contact du milieu extérieur. Par suite de leur diamètre très réduit, je n'ai pu obtenir de réactions nettes au niveau des canaux terminaux.

Les seuls résultats certains que je puisse poser sont les suivants :

1° la soie des Araignées que j'ai étudiées ne contient pas ou ne contient que des traces de séricine;

2° le fil est essentiellement formé d'une substance analogue à la fibroïne de la soie du Bombyx du mûrier, mais non

rigoureusement identique, et variant d'ailleurs avec le type de glande considéré.

Cette conclusion est tout à fait d'accord avec les faits apportés par FISCHER dans un travail très précis qu'il consacra (1907) à l'hydrolyse comparative de la soie du Bombyx et de celle que fournit l'ensemble des glandes séricigènes d'une grande Araignée malgache (*Nephila madagascariensis*) dont on avait espéré à une époque utiliser industriellement les fils. Dans cette étude — la seule d'ailleurs véritablement chimique qui ait été consacrée à la soie d'une Araignée — Fischer indique que les produits de décomposition des deux soies diffèrent; c'est ainsi que celle de la Néphile contient une proportion importante d'acide glutaminique qui n'existe pas dans le produit du Ver à soie; par contre la sérine, abondante chez le Bombyx, manque chez l'Araignée.

3° la nature du contenu glandulaire diffère par ses propriétés de la soie émise; les enclaves qui donnent naissance à la masse intra-glandulaire et cette masse elle-même sont formées d'une substance véritablement « séricigène » dont la transformation en soie proprement dite, n'a lieu qu'au moment de l'émission ou très peu de temps avant celle-ci.

Outre des examens chimiques on peut pratiquer sur les glandes séricigènes des examens physiques fort utiles, ainsi qu'une note récente vient de le montrer : dans une communication d'un grand intérêt consacrée à « l'étude de la sécrétion de la soie à l'aide des rayons ultra-violetes filtrés (lumière de Wood) », POLICARD et PAILLOT (1925) ont découvert que le sang du Ver à soie devient fluorescent au moment où les glandes séricigènes se développent et le demeure jusqu'à ce que le cocon soit terminé. En rapport avec ce fait, chez un Ver à soie prêt à filer, les auteurs observent dans le segment initial de l'appareil séricigène qui sécrète la fibroïne une fluorescence blanche très vive. Le réservoir à soie au contraire, et seulement dans sa partie distale, présente une fluorescence jaune intense; le canal excréteur reste obscur. Chez un Ver qui a filé la première couche de son cocon, la fluorescence s'étend à tout le réservoir et au canal excréteur. Les auteurs concluent de leurs observations que dans la

sécrétion de la soie deux phénomènes se superposent : 1° sécrétion de la fibroïne, substance à fluorescence blanche, donnant au segment sécréteur, en lumière de Wood, son aspect blanc brillant; 2° fabrication d'un corps transformant la fluorescence blanche en fluorescence jaune d'or.

Le fait que la fluorescence du sang précède puis accompagne l'apparition de la fluorescence dans le segment excréteur indique qu'il y a lieu de rechercher dans le sang l'antécédent de la fibroïne de la glande.

J'ai tenu à rapporter ces observations, à cause du grand intérêt qu'il y aurait à les étendre au groupe que j'étudie ⁽¹⁾ et dans lequel la sécrétion de la soie se fait dans des conditions différentes de celles qui se réalisent chez le Bombyx du mûrier : en effet, l'Araignée sécrète continuellement la soie et les glandes sont chez elle actives dès le jeune âge; la substance séricigène produite atteint un volume considérable; de plus, il existe plusieurs sortes de glandes bien différentes et dans la plupart desquelles on trouve deux régions cytologiquement bien distinctes. On peut supposer qu'à tant de conditions particulières correspondraient des réactions diverses à la lumière de Wood; il serait spécialement intéressant de savoir si le sang de l'Araignée contient constamment le produit fluorescent qui apparaît chez le Ver à soie au moment où la glande séricigène de celui-ci commence à fonctionner.

(1) Tout récemment, TURCHINI (1925) a mentionné le fait que la soie de la Tégénaire présentait en lumière de Wood une fluorescence blanche.

QUELQUES POINTS DE PHYSIOLOGIE GÉNÉRALE

L'étude des différentes fonctions que je viens d'examiner pose un certain nombre de problèmes dont la plupart ont été indiqués, sinon résolus, au fur et à mesure qu'ils se présentaient. Il en est d'autres, de signification physiologique générale, que je n'aurais pu traiter dans le cours du développement sans être entraîné un peu loin de mon objet particulier. Je les ai réservés pour ce chapitre et les examinerai successivement. Je ne me dissimule nullement les inconvénients de présenter à la suite les unes des autres des observations et des réflexions de valeur ou d'importance inégales, que seul un lien lâche réunit. Je regretterais cependant qu'elles ne trouvent pas place dans ce travail, soit à cause de leur rapport étroit avec des faits déjà cités, soit à cause des intéressantes idées générales que peut-être elles peuvent suggérer.

CYCLE DES CORPS GRAS

J'ai déjà dit dans un autre chapitre les faits essentiels qui permettent de suivre chez les Aranéides le métabolisme des corps gras. Ceux-ci constituent la réserve fondamentale de l'organisme chez toutes les Araignées et de ce fait le cycle des matières grasses commande l'énergétique de ces animaux. Il n'y a rien de surprenant à ce que, dans un groupe zoologique à alimentation chimiquement complexe, mais composée en grande partie de matières albuminoïdes, les réserves se fassent à peu près uniquement sous la forme graisseuse; divers exemples fournis par l'histologie (cas de

l'OEstre du Cheval de PRENANT — cas des animaux hémato-phages de DIWANY) ont établi le fait, sur lequel les physiologistes n'avaient pu se mettre d'accord, de la transformation des albumines en graisses de réserve.

On peut rappeler à ce propos le fait intéressant, signalé antérieurement par PEREZ, de l'existence, chez les Diptères en métamorphose, d'un balancement remarquable entre les enclaves grasses et les enclaves albuminoïdes éosinophiles des éléments du corps adipeux.

Le cycle des matières grasses est à établir dans l'espace et dans le temps.

1° Cycle dans l'espace

La graisse provenant des matériaux nutritifs se rend de la cellule intestinale absorbante dans les travées voisines du tissu interstitiel. Pour qu'elle s'y dépose et y demeure sous une forme figurée, il faut que l'animal soit dans un état de suffisante nutrition. En effet, chez l'Araignée très bien nourrie dont le tissu interstitiel renferme des enclaves grasses, la graisse nouvellement apportée s'ajoute à la graisse déjà existante et le nombre des enclaves croît ; chez un animal moyennement nourri dont le tissu interstitiel quoique bien développé est privé d'enclaves, la graisse, ici encore, se dépose dans le tissu ; enfin, chez un animal très amaigri dont les travées interstitielles sont fortement réduites, aucune trace figurée de la graisse digestive qui a quitté les cellules absorbantes ne se retrouve dans le tissu interstitiel ; celui-ci, par contre, augmente en épaisseur, s'enrichit en protoplasme : l'utilisation immédiate et directe du produit de la digestion se substitue à la fonction, normale chez le tissu interstitiel en bon état, d'accumulation.

Le tissu interstitiel fonctionne comme le dispensateur de la graisse de réserve dans l'organisme, aussi les enclaves y demeurent-elles un temps variable avec les besoins. La capacité de ce réservoir de matières grasses peut du reste être dépassée par les apports digestifs : c'est alors que l'on voit les leucocytes, qui assurent à l'état normal une fonction d'accumulation graisseuse ou lipoïde accessoire, se charger

d'un nombre considérable de gouttelettes grasses. On peut d'ailleurs en rencontrer également dans les athrocytes.

Comment se fait la distribution de la graisse interstitielle aux tissus ? C'est le plasma sanguin qui, comme il est naturel, sert de véhicule au produit, ainsi qu'en témoignent les fines gouttelettes soudanophiles qui sont très régulièrement réparties dans le sang. Fait remarquable, la teneur du plasma sanguin en matières grasses (surtout lipoides) est tout à fait constante, indépendante par conséquent des cycles digestifs ; à mesure que les tissus utilisent la graisse circulante, les éléments interstitiels en rétablissent le taux, si bien que c'est seulement lors de l'épuisement total des réserves, interstitielles ou autres, que l'on voit le sang s'appauvrir en gouttelettes soudanophiles.

2° Cycle dans le temps

D'après une série d'observations je crois pouvoir évaluer à environ trois jours le temps qu'il faut à la graisse des cellules absorbantes pour disparaître complètement de celles-ci.

Le temps pendant lequel les enclaves graisseuses demeurent dans le tissu interstitiel dépend de circonstances multiples, même si l'on fait abstraction des conditions évidemment primordiales de fréquence et d'abondance des prises alimentaires. Pour éliminer cette influence dominante, j'ai examiné des séries d'Araignées d'abord également bien nourries, puis maintenues sans nourriture dans des conditions comparables. J'ai alors pu voir que les facteurs qui jouent un rôle dans la plus ou moins grande rapidité de consommation de la graisse interstitielle sont les suivants :

1° d'abord l'espèce.

Une Tégénaire, par exemple, épuise ses réserves en trois à quatre semaines ; une *Teutana* y emploie plus de deux mois. Il m'était d'abord venu à l'esprit que l'intensité du travail musculaire, très inégale suivant les genres, était responsable de l'inégale consommation. J'ai dû renoncer à cette hypothèse trop simpliste, l'influence à laquelle j'avais pensé, et qui n'est d'ailleurs pas niable, n'étant qu'un des déterminants des différences trouvées. Une Tégénaire maintenue

de force dans un espace très réduit, où elle demeure immobile, consomme ses réserves plus vite qu'une *Teutana* sans cesse obligée à se mouvoir par des tracasseries. En dehors de ces conditions expérimentales on peut remarquer que *Amaurobius similis* Blackwall, espèce sédentaire, plus lente et beaucoup moins excitable que *Tegenaria domestica* Clerck, n'en consomme pas moins ses réserves avec une vitesse au moins égale.

2° à l'intérieur d'une même espèce, il faut faire intervenir le sexe : les mâles, toujours moins riches en réserves que les femelles, se montrent aussi beaucoup plus sensibles au jeûne que celles-ci; les femelles y sont d'autant plus résistantes qu'on les choisit plus loin de l'âge adulte; cependant on peut voir une femelle mûre supporter longtemps l'inanition dans certains cas où la privation de nourriture détermine la résorption des œufs.

En opposition au rôle très important que jouent les corps gras dans le métabolisme des Aranéides, on constate une absence remarquable de glycogène — au moins sous une forme histologiquement décelable — dans l'organisme de ces animaux. Des recherches attentives ne m'ont jamais permis d'en trouver la moindre trace dans les cellules interstitielles ou dans les cellules intestinales, dans le plasma sanguin. Ce fait peut paraître étonnant à quiconque se souvient que chez des animaux relativement voisins, comme les Crustacés par exemple, le métabolisme est à base de glycogène — et à quiconque admet comme obligatoire le rapport signalé déjà chez quelques Invertébrés entre la présence de glycogène et la formation de la chitine. En ce qui concerne ce rapport VERNE a fait récemment (1924) d'intéressantes constatations chimiques.

Des dosages, bien délicats à pratiquer sur des objets d'aussi petites dimensions que les Araignées, seraient le complément indispensable des examens histologiques que j'ai faits. Eux seuls donneraient la certitude que le glycogène, inexistant à l'état histologiquement décelable, n'est pas présent non plus sous une forme masquée.

On a déjà signalé, je crois intéressant de le rappeler,

l'existence chez certains animaux d'un balancement physiologique entre les corps gras et le glycogène. Les observations les plus frappantes sont dues à COLVREUR (1895) sur le Ver à soie en métamorphose. Au début de la période de « chrysalidation » (du 2^e au 6^e jour), alors que l'animal ne prend aucune nourriture, on voit la proportion de glycogène augmenter rapidement dans les tissus, la quantité de graisse diminuer corrélativement. Le sixième jour, moment où la quantité de glycogène est maxima dans le corps, marque la fin de l'abaissement du taux des corps gras. Ces faits ont été confirmés depuis par VANEY et MAIGNON (1906), VANEY et CONTE (1911).

Dans le même ordre d'idées, FAURÉ-FRÉMIET (1913) a constaté chez *Ascaris megalocephala* que la graisse présente dans les oogonies est remplacée dans les oocytes par du glycogène. Tout récemment enfin, JOYET-LAVERGNE (1925) vient d'étendre ces constatations aux Sporozoaires : il voit chez *Nina gracilis* le paraglycogène et les lipoides subir « des fluctuations de sens inverse, l'augmentation de masse de l'un se produit parallèlement à la diminution de l'autre ».

En terminant l'exposé qui concerne les matières grasses, je voudrais mentionner le fait que, de même que la graisse est à la base de la nutrition, la guanine est le produit essentiel de la désassimilation, et que la fabrication de celle-ci n'est pas limitée aux éléments spécialisés dans une fonction excrétrice, mais peut s'étendre à la presque totalité des cellules du corps lorsque celles-ci sont obligées de consommer leurs propres réserves.

La physiologie comparée n'est malheureusement pas assez avancée pour nous renseigner sur la nature des réserves chez les autres animaux pour lesquels l'excrétion est aussi à base de guanine. Je ne peux donc rien tirer pour le moment de la coexistence que je signale ici entre la graisse et la guanine, éléments dominants du métabolisme des Aranéides.

CYCLE DU FER

Le fer se rencontre chez les Araignées dans un certain

nombre d'éléments appartenant à l'appareil digestif et au tissu interstitiel. J'en ai décrit ailleurs la répartition précise ; je rappelle seulement ici qu'on en trouve dans les cellules absorbantes, dans les cellules basales, dans les éléments interstitiels, et qu'on n'en met jamais en évidence ni dans l'épithélium de l'intestin postdiverticulaire ni dans celui du cloaque. Avant de chercher à établir un lien entre ces différentes localisations, je vais dire un mot des influences qui font varier de façon générale la quantité de fer présente dans l'ensemble des tissus.

L'abondance du fer décelable, chez une Araignée donnée, dépend en premier lieu de l'espèce à laquelle elle appartient. Les variations spécifiques sont relativement importantes ; le fer décelable paraît manquer totalement dans quelques cas (un exemplaire de *Chiracanthium punctorium* Villers, un autre de *Tetragnatha extensa* L, seuls étudiés de ces espèces...); il existe en abondance chez les Tégénaires; au contraire il apparaît de façon inconstante et presque toujours discrète chez les Thomises. Pour savoir si ces différences ont un caractère véritablement spécifique, ou si elles tiennent à la nature du régime alimentaire habituel au groupe, il faudrait connaître à la fois le nom des Insectes capturés par une espèce donnée et la teneur en fer des parties molles de ceux-ci. Nos connaissances sont encore peu avancées à ce double point de vue. Mais mes essais de nutrition d'Araignées avec des Mouches préalablement traitées par des sels de fer montrent l'influence très nette de la teneur en métal des aliments sur l'abondance du fer décelable dans les tissus digestifs ou de réserve.

J'ai procédé de la façon suivante : sous une cloche en treillis où une demi-douzaine de Mouches (*Musca domestica*) étaient retenues captives, je disposais dans des godets de porcelaine une solution sucrée de lactate de fer obtenue en mêlant un sirop épais à une solution aqueuse de lactate. Les Mouches en contact avec cette préparation s'en nourrissaient sans trop de répugnance. Au bout de quatre jours j'introduisais sous la cloche une Tégénaire, par exemple, à jeun depuis une semaine, et je l'y laissais de huit à douze jours, temps

nécessaire à la fois pour que toutes les Mouches soient capturées et pour que la digestion des premières absorbées soit à peu près terminée ; puis je la sacrifiais, la fixais et la traitais en vue de la recherche du métal.

Le résultat de cette expérience a été absolument démonstratif : il consiste dans une augmentation considérable du fer à l'intérieur de tous les éléments absorbants. De plus, les matières de déchet émises dans la lumière des diverticules ou parvenues dans le cloaque présentent une intense réaction du bleu de Prusse.

Il résulte en outre de l'expérience précédente que le cycle du fer pourra être considéré comme établi si je parviens — et c'est à quoi je vais m'efforcer — à indiquer le chemin suivi dans l'organisme par le métal normalement apporté avec les aliments.

Le fer contenu dans le liquide nutritif s'y trouve à l'état de combinaison très stable ; aucun démasquage ne peut le révéler. C'est sous cette forme qu'il passe avec les aliments dans la cellule absorbante. Celle-ci leur fait subir des dédoublements successifs qui rendent l'union du métal avec son support organique assez lâche pour que sa mise en évidence devienne facile. Le fer apparaît alors principalement sous forme de petites enclaves bien limitées, nettement colorables, (Planche II, figure 15) qui partagent la destinée de tous les produits de déchet ; elles sont plus ou moins transformées et agglomérées, et sont finalement évacuées dans la lumière. On peut les suivre quelquefois jusque dans le cloaque. Le plus souvent leur forme s'altère à mesure que les excréta évoluent — comme je l'ai décrit ailleurs — et on n'obtient plus à leur niveau qu'une réaction du bleu de Prusse diffuse ou de teinte plus ou moins sale.

La plus grande partie du fer alimentaire subit le sort que je viens d'indiquer ; une quantité de métal sans doute très faible à chaque repas est retenue par l'organisme et s'y accumule dans les cellules interstitielles et dans les cellules à ferments. Cette accumulation se fait la plupart du temps sous une forme invisible ; elle est cependant attestée par la possibilité de révéler le métal dans des circonstances précises. Ce sont elles que je vais détailler maintenant.

Dans les cellules à ferments le fer n'apparaît normalement qu'à une période très brève du cycle sécrétoire : on l'y voit former une sorte de couronne bleuâtre autour de la grosse enclave nucléaire au moment où celle-ci est prête à s'évacuer dans le protoplasme. (Planche II, figure 14.) Lorsque la sortie hors du noyau s'est effectuée, la boule ne présente plus jamais la réaction.

Dans les cellules interstitielles, le fer n'est décelable que dans des circonstances rares, dont le déterminisme m'est inconnu; les animaux qui donnent cette réaction ont toutes les apparences de l'état normal. On voit donc, dans des pièces favorables, le fer apparaître sous forme d'un grain bien limité à l'intérieur du noyau (cf. p. 121). Ce grain grossit et est évacué dans le protoplasme; il n'y a certainement qu'une existence temporaire.

Les observations précédentes ont été faites sur des Araignées dont les conditions physiologiques étaient normales. Dans le cas d'animaux soumis à un jeûne expérimental prolongé, on voit toujours apparaître du fer et cette fois de façon remarquablement abondante. Ce fait révèle que le métal existait réellement, quoique invisible, dans les tissus de l'animal bien portant. La réaction positive étant ici encore localisée aux seules cellules interstitielles et à ferments on est porté à penser que seules celles-ci sont comprises normalement dans le parcours du métal. Il est d'autre part facile d'expliquer — ou tout au moins de supposer — comment le jeûne met en liberté le métal. Les combinaisons très stables, dans lesquelles le fer est uni à des composés organiques, se trouvent disloquées par suite de la nécessité où est l'Araignée de vivre sur sa propre substance et sont remplacées par des associations plus lâches que le démasquage détruit facilement.

Une observation analogue a été faite par Marcel PRENANT (1922) sur les Plathelminthes; cet auteur n'a jamais pu révéler de fer dans son matériel lorsqu'il s'adressait à des sujets normaux; par contre des individus en état d'inanition accentuée lui ont fourni des réactions positives; il les interprète de la même façon que je fais des miennes comme un résultat de la démolition de certains composés ferrifères.

Les observations qui précèdent m'ont permis de considérer les cellules interstitielles et les cellules à ferments comme deux étapes normales du cycle du fer alimentaire. Que devient le métal parvenu dans ces éléments ? Je ne puis malheureusement répondre à cette question que par des hypothèses.

Il n'est jamais excrété sous une forme décelable avec les boules à ferments; j'incline donc à croire qu'il représente un constituant à peu près permanent de l'élément glandulaire, et que la petite quantité du fer alimentaire qui est parvenu à cette localisation a touché par cela même au terme de sa migration.

Le fer du tissu interstitiel, s'il y est conservé, ne l'est certainement pas sous une forme décelable puisqu'aucune accumulation du métal n'est constatable à mesure que les Araignées avancent en âge. Préciser son sort réel est tâche d'autant plus délicate que les fonctions du tissu interstitiel sont très complexes, que ses rapports sont très intimes avec les émonctoires et avec le sang, que le fer enfin peut n'être accessible aux moyens histologiques d'investigation que dans une proportion très réduite et dans des circonstances tout à fait imprévisibles.

GRANDES ÉTAPES DE LA VIE DE L'ARAIGNÉE

Je vais maintenant, pour terminer, jeter un coup d'œil d'ensemble sur les grandes étapes de la vie des Araignées et relever quelques-uns des caractères particuliers qu'offre dans ce groupe le développement de l'individu. J'aurais eu des scrupules à entreprendre dans ce travail histologique la rédaction d'un chapitre qui touche de près à maintes questions biologiques pures, si son origine n'avait été dans les constatations cytologiques que j'ai pu faire et si je n'espérais en tirer quelques interprétations des images que j'ai observées.

La durée de la vie chez les Aranéides est extrêmement

variable suivant les familles; car si dans la majorité des cas la vie de l'individu ne dépasse pas quelques mois, il existe des espèces où l'animal vit plus d'un an, et même d'autres, d'une longévité exceptionnelle et remarquable, où la vie se serait prolongée plus de dix ans (Mygales; cf. MAC COOK, 1889 1893). D'ailleurs, en soumettant certaines Araignées à des conditions spéciales, parfois réalisées dans la nature, on arrive à leur faire dépasser de plusieurs mois le terme normal de leur existence. Chez l'Epeire diadème, dont la vie se déroule ordinairement d'avril à novembre, j'ai pu, en ralentissant la croissance de jeunes animaux par une alimentation insuffisante et par le maintien à une température relativement basse, en conserver quelques-uns jusqu'à l'automne à un état de développement peu avancé, leur faire passer l'hiver dans un état de vie ralentie et obtenir au printemps des Epeires qui n'avaient pas encore reproduit. Je n'insiste pas sur ces faits, malgré leur intérêt biologique, car ils n'entrent qu'accessoirement dans le cadre de mon sujet.

L'évolution de toute Araignée est caractérisée par la succession de deux périodes : la première, coupée de mues, est essentiellement une période de croissance, active et rapide si l'animal est suffisamment nourri; la seconde, ou état adulte, est d'une longueur très variable, souvent très courte, et c'est surtout d'elle que dépendent les inégalités considérables de la durée de la vie, observées d'une famille à l'autre.

Tant que l'Araignée est encore enfermée dans son cocon, la croissance se fait exclusivement aux dépens du vitellus. Au moment où débute la vie libre, le jeune animal contient beaucoup de boules vitellines et ses tissus sont encore relativement peu différenciés; au bout de quelques jours l'Araignée devient capable de capturer et d'absorber des proies. L'utilisation du vitellus dépend alors en partie de l'abondance de la nourriture extérieure, de sorte qu'un animal de deux ou même de trois mois qui a constamment mangé à sa convenance et qui a atteint une certaine taille, peut contenir encore quelques réserves vitellines; c'est une observation histologique curieuse, que j'ai pu faire sur des exemplaires bien choisis de presque toutes les espèces courantes.

La mue, crise périodique, est caractérisée histologiquement par trois phénomènes: 1° sécrétion par les cellules hypodermiques d'une enveloppe chitineuse nouvelle sous-jacente à l'ancienne; je ne m'y étendrai pas dans ce travail; 2° modifications profondes de la formule sanguine (voir p. 152); 3° crise de mitoses intéressant la plupart des tissus.

L'activité mitotique des Araignées a ceci de particulier qu'elle se manifeste presque exclusivement pendant la période de mue. A ce moment l'on observe non seulement dans l'hypoderme, mais aussi dans l'oviducte, dans les glandes séricigènes et leurs annexes, dans la paroi cardiaque, dans les éléments sanguins, dans l'intestin, etc., de très nombreuses figures de division indirecte, qui donnent aux préparations un aspect tout à fait inhabituel. En effet l'Araignée en pleine croissance mais n'étant pas en état de mue, est remarquable par l'absence à peu près totale de figures de karyokinèse, exception faite pour les cellules intestinales de régénération que j'ai appelées cellules basales et qui subissent, en vue du remplacement des éléments absorbants, des mitoses obéissant à un déterminisme particulier. Celles-ci se produisent synchroniquement pour la plupart des cellules basales, en dehors de toute période de mue — à laquelle ces cellules participent d'ailleurs par des divisions, au même titre que les autres tissus.

Après chaque mue s'observent des changements importants de forme, de volume, des organes. En particulier, les glandes séricigènes subissent des remaniements considérables, aboutissant souvent à l'apparition de glandes entièrement nouvelles, supplémentaires, bouleversant complètement la disposition topographique générale de l'appareil glandulaire. Aussi la « formule » séricigène définitive, caractéristique de l'espèce, ne peut elle être dans beaucoup de cas rencontrée que chez l'animal adulte.

Le phénomène de la mue, qui se répète un certain nombre de fois au cours de la croissance et à propos duquel se posent nombre de problèmes intéressants, est sous la dépendance de facteurs internes, essentiels, et de facteurs externes, accessoires.

Certains auteurs ont prétendu que le déterminisme de la mue était absolument indépendant de toute cause extérieure et en particulier de l'abondance et de la nature des aliments absorbés. Contrairement à cette opinion, mais conformément aux observations de FRIEDRICH sur les Tégénaires, j'ai pu voir que si la nourriture n'avait qu'un rôle de second plan, cependant, toutes conditions égales d'ailleurs, des Araignées bien nourries ont des mues plus rapprochées que des animaux sous-alimentés; chez les Thomises, en particulier, en réduisant l'alimentation à l'extrême, j'ai pu observer un intervalle de plus de trois mois entre deux mues consécutives. D'autre part, j'ai pu me convaincre, après WAGNER, que la fréquence des mues augmente ou diminue avec la température, et je crois volontiers que sous l'action combinée du jeûne et du refroidissement les jeunes Araignées nées à l'automne et passant l'hiver sous les écorces, ne subissent point de mue pendant l'hivernage.

Le rôle primordial des facteurs internes dans le déclenchement de la mue est marqué par le fait que les individus d'une même ponte subissent leurs mues successives aux mêmes intervalles de temps, si les conditions extérieures ne sont pas trop dissemblables.

Aucun auteur ne s'est à ma connaissance occupé du déterminisme de ce bouleversement périodique. Faut-il en rendre une harmozone responsable? Malgré tout ce qui sépare la mue de la métamorphose, peut-on la supposer dépendante comme celle-ci d'une glande à sécrétion interne? Aucune considération histologique ne s'y oppose, puisque l'Araignée possède sous les espèces du syncytium interstitiel un tissu dont certains aspects peuvent correspondre à une fonction endocrine.

Encouragé par cette possibilité, j'ai tenté quelques expériences dont je dois dire tout de suite qu'elles ne m'ont apporté aucun résultat positif. J'eus d'abord l'idée d'injecter à une Tégénaire domestique ayant mué peu de temps auparavant du sang emprunté à une autre Tégénaire en pleine mue. Aucun trouble ne fut apporté par cette opération à la succession normale des mues chez l'animal injecté; ce résultat négatif n'a pas sans doute une signification décisive à cause

de la grande difficulté qu'il y a à injecter à coup sûr à une Araignée une quantité de sang suffisante.

Devant cet échec, et ne voyant pas comment perfectionner une technique d'injections, aléatoire, je pensai tourner la difficulté en faisant dévorer, par un individu choisi en dehors de toute période de mue, une Araignée de même espèce, toute proche de l'exuviation. J'ai réalisé ce projet sur *Amaurobius similis* Blackwall, sans résultat positif.

Je ne considérerai cependant la question comme résolue que lorsque j'aurai pu pratiquer des séries d'essais analogues aux deux types que je viens de décrire, mais où varieront la quantité du liquide injecté, ou de proies fournies, l'époque de la mue à laquelle le sujet donneur sera parvenu, etc. Il est possible en effet que la période active où l'hormone supposée se rencontre dans le sang soit celle qui précède, plutôt que celle qui accompagne l'exuviation.

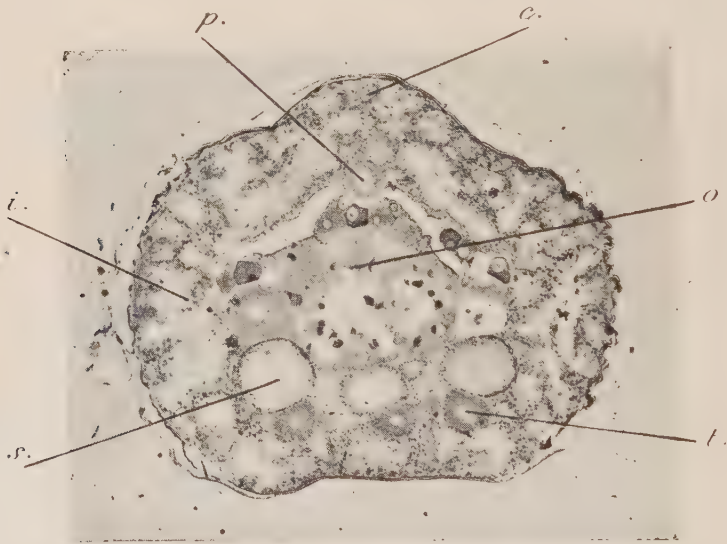


FIGURE XXXVI. — Coupe transversale d'un abdomen de *Sallicus scenicus* femelle à œufs incomplètement développés. $\times 45$.

- c : cœur.
- p : intestin canaliculaire ou post-diverticulaire.
- i : diverticules intestinaux.
- o : œufs.
- s : glande séricigène ampullacée coupée au niveau du corps.
- t : glande séricigène ampullacée coupée au niveau de la pièce terminale.

Dans un autre ordre d'idées, j'ai recherché si la mue coïncidait ou non avec des modifications de l'acidité ou de l'alcalinité ioniques des tissus.

On a vu ailleurs (p. 161) qu'aucune variation du pH sanguin ne caractérise la période d'exuviation. Aucun autre tissu ne m'a paru en présenter non plus durant cette même période; je ne crois donc pas qu'il y ait lieu d'attribuer aux phénomènes physicochimiques de ce ordre le déclenchement de la mue.



FIGURE XXXVII. — Abdomen d'*Episinus truncatus*, femelle prête à pondre. Coupe transversale. $\times 45$.

o : œufs complètement développés.

g : glandes séricigènes disposées en croissant au-dessous de l'ovaire.

i : diverticules intestinaux comprimés au maximum et réduits à une mince écorce entourant les glandes séricigènes et l'ovaire.

Lorsque l'Araignée a pour la dernière fois rejeté ses téguments, elle entre dans l'état adulte, consacré à la reproduction, et vit alors un temps très variable suivant les espèces. Ce temps varie d'ailleurs également avec le sexe; le mâle a une vie plus courte que la femelle, due à ce que sa période de croissance se termine plus tôt et à ce que son âge adulte est remarquablement bref; sa mort survient aussitôt après l'accouplement.

Même dans les genres où la femelle vit plusieurs années (*Tegenaria* par exemple), le mâle vit toujours moins d'un an. Lorsque l'accouplement a lieu, la femelle ne possède que des œufs incomplètement développés, et dans les espèces à vie brève, la survie d'au moins quelques semaines, nécessaire pour amener les œufs à maturité, les pondre et même quelquefois les couvrir, est toujours assurée.

Pendant la période finale, très active, du développement des œufs, l'observation histologique des organes révèle des faits intéressants : on voit en effet la croissance considérable de l'ovaire réduire proportionnellement l'espace occupée par la masse intestinale diverticulaire; chez la femelle jeune, celle-ci occupe les $\frac{2}{3}$ ou même les $\frac{3}{4}$ du volume de l'abdomen; chez la femelle prête à expulser ses œufs, on peut la voir réduite à $\frac{1}{10}$ environ du volume total (Figure XXXVII, comparer avec la Planche I, puis avec la figure XXXVI); cet accroissement ovarique entraîne des délabrements tissulaires d'importance très inégale suivant qu'il s'agit de femelles qui survivront une ou plusieurs années à la ponte, ou de femelles qui mourront peu de temps après celle-ci.

Dans le premier cas, représenté par *Tegenaria domestica* Clerck par exemple, la masse intestino-interstitielle est refoulée en bloc par l'ovaire exubérant, sans que celui-ci la pénètre; elle est réduite à une sorte de calotte assez régulièrement concave coiffant la masse génitale centrale; après l'expulsion des œufs, à mesure que l'ovaire revient sur lui-même, les diverticules intestinaux reprennent leur disposition et leurs dimensions normales, les lumières qui étaient devenues virtuelles redeviennent réelles.

Pendant la période de compression, le fonctionnement digestif est évidemment entravé par ces modifications mécaniques. On constate d'ailleurs dans les jours qui précèdent immédiatement la ponte une diminution notable de l'appétit de l'Araignée; cet appétit redevient normal lorsque l'ovaire entre en régression.

Dans le cas où la femelle pond tous ses œufs en une fois et ne survit pas à leur expulsion (*Epeira diademata* Clerck, par exemple), il n'y a plus simple compression de la masse intestinale par l'ovaire en développement, mais pénétration

de celui-ci à l'intérieur de la masse diverticulaire, et destruction partielle des éléments intestinaux et intersititiels. La paroi ovarique émet des bourgeons extrêmement végétants, formés d'un tissu jeune, à noyaux clairs, gonflés, à protoplasme abondant et pâle; les bourgeons s'insinuent entre les diverticules intestinaux, empruntant le trajet des travées interstitielles, et détruisant celles-ci devant eux. Lorsqu'un diverticule se trouve complètement enserré, on assiste à son intérieur à des phénomènes de lyse qui vont jusqu'à la fonte complète des cellules. L'attaque de la masse intestinale par l'ovaire bourgeonnant se produit partout où les deux organes sont au contact; elle respecte toujours une zone périphérique assez large, de surface comparable à celle qu'occupait la masse intestinale refoulée dans le cas de *Tegenaria domestica* Clerck, mais où la compression, si elle existe, n'est que très légère; cependant les diverticules périphériques, respectés par le processus d'envahissement, n'ont pas un aspect normal, et présentent des altérations dégénératives. Les cellules à ferments sont particulièrement touchées : leurs enclaves se fondent en une masse vitreuse, sans colorabilité élective, parfois même la cellule se fragmente et ses débris tombent dans la lumière. Certains auteurs, après une observation superficielle de ces phénomènes, avaient interprété la cellule à ferments comme un élément nourricier de l'ovaire en développement : c'est ainsi que BERTKAU (1885), constatant que chez *Atypus* au moment de la reproduction, seules les cellules absorbantes sont conservées dans le « foie », conclut que la cellule « elliptique » (cellule à ferments) sert avant tout à former les ovocytes ou les spermatocytes.

Je pense que tout ce que j'ai déjà dit sur cet élément intestinal fait justice d'une telle opinion; j'ajouterai simplement que les cellules à ferments demeurent intactes, même avant la ponte chez toutes les espèces qui survivent à l'émission des œufs. En outre, les altérations qu'on peut observer chez les animaux annuels ne frappent pas seulement les cellules à ferments, mais aussi les cellules absorbantes. Celles-ci ont un aspect flétri, et semblent fonctionnellement très atteintes si l'on en juge par la lenteur avec laquelle elles se vident des enclaves excrémentitielles qui surchargent leur

protoplasme; l'évacuation des excreta subit un retard indéfini. Les diverticules hépatiques périphériques sont donc le siège de processus dégénératifs distincts de ceux qui atteignent la zone de la masse diverticulaire attaquée par l'ovaire. ils évoluent pour leur propre compte. En effet, après la ponte, l'ovaire de l'Epeire revient sur lui-même; et rien n'empêcherait sans doute l'intestin de reprendre son fonctionnement suspendu si les processus de dégénérescence ne continuaient pas leur évolution. Ce sont eux qui paraissent jouer un rôle essentiel parmi les causes qui entraînent la mort de l'animal.

L'observation histologique de la dégénérescence intestinale progressive et fatale est corroborée par cette donnée facile à vérifier qu'une Epeire ayant pondue perd tout appétit; on peut arriver à lui faire saisir une Mouche, mais elle la vide toujours incomplètement, et le liquide alimentaire qu'elle absorbe est toujours retrouvé intact sur les coupes, dans la lumière des diverticules.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Arrivé au terme de ce travail, l'usage voudrait que je dresse, en manière de conclusion, la liste des faits nouveaux que j'ai mis en lumière. Dans le domaine peu exploré où ont porté mes investigations, tout chercheur décidé à appliquer des méthodes véritablement cytologiques était assuré de recueillir quantité d'images nouvelles; c'est ce qui m'est arrivé, et c'est la raison pour laquelle il m'est difficile, sans reprendre des pages entières, et serait par conséquent fastidieux, de mettre en évidence les points sur lesquels j'ai été plus heureux que mes devanciers. D'autre part, une présentation analytique de mes observations donnerait, je crois, une idée infidèle et incomplète des résultats que j'ai obtenus. Car après avoir recueilli des documents d'ordre morphologique, je me suis surtout attaché à établir sur des bases histologiques dignes de foi un certain nombre de rapports fonctionnels et à tirer de ces rapports une vue générale de chacune des fonctions que j'ai étudiées. C'est cet essai de synthèse, qui n'avait pu encore être tenté chez les Aranéides, qu'il me semble le plus intéressant de résumer ici.

DIGESTION

Les tissus de la proie, liquéfiés avant toute pénétration dans le tube digestif par la sécrétion des glandes salivaires, sont absorbés par l'Araignée, traversent sans s'y arrêter le pharynx, l'œsophage, et s'accumulent sous forme d'une

bouillie alimentaire dans les culs-de-sacs cephalothoraciques et abdominaux de l'intestin moyen. Elle baigne l'épithélium de la paroi, qui se compose de deux types d'éléments tout à fait différents : la cellule à ferments, et la cellule absorbante. La cellule à ferments élabore des produits de sécrétion dans la formation desquels le noyau joue un rôle primordial dont témoignent de magnifiques images d'élaboration et d'émission d'enclaves nucléaires. Le produit de la sécrétion, masse albuminoïde qui sert de support à un ou à plusieurs ferments, est expulsé dans la lumière au moment précis où la bouillie alimentaire y parvient. Les deux liquides se mêlent, et c'est leur mélange qui est absorbé par le second type d'éléments, ou cellule absorbante; il s'y condense sous forme de boules d'un aspect particulier. A ce moment commencent dans la cellule absorbante les véritables transformations digestives aboutissant à la séparation de produits assimilables (graisses, albumines solubles...) destinés à quitter rapidement l'épithélium digestif pour se rendre dans un tissu de réserve (tissu interstitiel), et de produits de déchet variés (principalement des urates cristallisés) qui s'accumulent dans l'élément. A mesure que la digestion s'accomplit, les produits excrémentiels augmentent dans la cellule et finissent par la remplir plus ou moins complètement. Au bout d'un temps variable l'élimination a lieu, soit par décapitation du pôle apical, où les déchets peuvent s'être massés, soit par élimination de la cellule toute entière, qui se détache et tombe dans la lumière : elle y est rapidement détruite.

Les produits de déchet libérés cheminent dans la partie terminale canaliculaire de l'intestin moyen; leur progression leur fragmentation et leur tassement en masses fécales ovoïdes y sont assurés par les contractions de la couche musculaire annexée au canal. La couche épithéliale a pour fonction de sécréter une enveloppe hyaline qui enrobe les matières.

Au cours de leur migration, les déchets continuent à se transformer et subissent une mélanisation plus ou moins poussée. Ils arrivent enfin dans le cloaque, où ils se réunissent à la masse blanche de la guanine sécrétée par les tubes de Malpighi, et où ils attendent leur expulsion au

dehors; la défécation, phénomène réflexe, paraît moins déterminée par la distension souvent considérable de la poche cloacale que par l'absorption de nouveaux aliments (augmentation de pression intra-abdominale), ou par des excitants psychiques (frayeur, etc...)

EXCRETION

L'excrétion est assurée chez les Araignées par des organes ou des tissus très divers. Ils peuvent être répartis en deux groupes selon que les déchets qu'ils éliminent sont exogènes, d'origine alimentaire, ou endogènes, provenant de l'usure des tissus propres de l'animal.

La première catégorie est uniquement représentée par les cellules absorbantes intestinales, qui sont chargées (en outre de l'absorption) du rejet de la partie non assimilable des aliments.

La seconde catégorie comprend :

1° les tubes de Malpighi, dépendance du cloaque, qui grâce à leur développement anatomique en un système individualisé de ramifications, grâce à la spécialisation histologique très poussée de leur syncytium, constituent l'appareil excréteur le plus important des Araignées.

Le produit essentiel de leur activité est représenté par des cristaux très abondants de guanine ou d'un guanate élaborés par le syncytium, ainsi qu'en témoignent des processus que j'ai décrits en détail. Ils sont d'une variété remarquable, en rapport avec les différences spécifiques, mais le noyau y participe toujours de façon figurée et très saisissante. Les tubes sécrètent en outre un liquide légèrement acide, ayant pour origine des vacuoles presque constamment présentes dans la paroi. Celle-ci contient encore des enclaves basophiles qui sont expulsées dans la lumière et s'y dissolvent. A l'état de repos, les tubes sont munis de cils qui disparaissent lors de l'élaboration des enclaves. Le fonctionnement est à peu près continu; il atteint cependant son maximum lorsque l'animal

vit sur ses réserves. Le rôle excréteur des tubes de Malpighi est confirmé par leur pouvoir d'éliminer la plupart des matières colorantes que l'on injecte à l'animal.

2° le cloaque, qui se rapproche par sa structure des tubes de Malpighi; il excrète comme eux de la guanine, mais en outre plusieurs types de cristaux de déchet. Je n'ai pu préciser complètement leur nature, mais j'ai bien suivi les processus par lesquels ils sont élaborés; la participation du noyau à leur formation donne lieu à des images cytologiques remarquables.

3° un ensemble de cellules particulières localisées aux culs-de-sacs intestinaux superficiels et ayant pour fonction unique l'élaboration de cristaux de guanine qu'elles accumulent un certain temps et qu'elles évacuent ensuite en masse dans la lumière des diverticules intestinaux; la guanine libérée chemine à l'état dissous jusqu'au cloaque; elle y recristallise par suite des caractères d'acidité différents du nouveau milieu et se mêle aux autres excréments, dont elle partage le sort. L'ensemble des cellules forme une sorte d'organe complémentaire des tubes de Malpighi et peut dans une certaine mesure suppléer ceux-ci : fait significatif, il existe très généralement un développement anatomique inverse entre le réseau malpighien et la couche des cellules à guanine.

4° les cellules hypodermiques, qui peuvent être considérées comme accumulatrices de substances pigmentaires que leur nature chimique et la permanence de leur dépôt oblige à considérer comme des excréta. D'ailleurs il existe un rapport certain entre la variété de pigment mélanique représentée chez un animal donné et la coloration plus ou moins foncée des excréta qu'il rejette.

5° les nephrocytes ou athrocytes localisés au cephalothorax, qui retiennent le carminate d'ammoniaque injecté et forment des cristaux de déchet de nature encore indéterminée.

6° enfin, un tissu particulier à fonctions multiples, le tissu interstitiel, qui élabore des enclaves réfringentes d'origine nucléaire d'une telle résistance chimique que leur réutilisation dans les processus anaboliques apparaît comme très

improbable. Leur élaboration paraît continue et indépendante des autres fonctions du tissu.

TISSU INTERSTITIEL

Ce tissu est le plus complexe de ceux de l'Araignée. Sa situation anatomique qui assure sa contigüité étroite avec les diverticules intestinaux, avec les arborescences malpighiennes, avec les lacunes sanguines, explique qu'il participe à de nombreuses fonctions et en particulier à celles de nutrition générale et d'excrétion. A ces activités multiples correspondent des images variées, de véritables changements d'état du tissu.

Le tissu interstitiel se présente, c'est là son rôle le plus facile à mettre en évidence, comme un véritable régulateur des réserves, à fonction alternative d'accumulation et de mise en liberté de graisses et peut-être accessoirement de matières albuminoïdes. Il est remarquable que les corps gras représentent chez les Aranéides la presque totalité des réserves et que celles-ci ne s'accumulent jamais sous forme de glycogène ; les graisses proviennent directement des cellules absorbantes intestinales qui les abandonnent durant la première partie de la digestion. Du tissu interstitiel, elles passent au fur et à mesure des besoins dans le plasma sanguin chargé de leur distribution. On les y retrouve sous forme de gouttelettes lipoides extrêmement fines.

Le rôle excréteur du tissu interstitiel a été résumé plus haut.

Ces deux fonctions sont certaines en ce que leur correspondent des images des plus nettes dont j'ai pu établir le cycle complet. D'autres images, concernant des variations considérables de l'état cellulaire, doivent sans doute être rapportées à d'autres fonctions dont la plupart des manifestations ne correspondent à aucune figure histologiquement observable. S'il existe chez les Araignées des éléments endocrines ils sont vraisemblablement localisés au tissu interstitiel, qui est à la fois glandulaire, contigu aux vaisseaux, et dépourvu de tout canal excréteur.

SANG

Les globules sanguins des Araignées ont pour origine très remarquable des éléments de la paroi musculaire cardiaque qui représente ici, comme chez d'autres groupes d'Invertébrés, l'homologue d'une paroi endothéliale. Elle forme des cellules souches ou hémoblastes qui sont à la base de tous les éléments sanguins. Ceux-ci revêtent trois types principaux, le type leucocytaire hyalin allant du lymphocyte au grand mononucléaire; le type granuleux à granulations faiblement acidophiles; un type particulier, à enclaves albuminoïdes, cristalloïdes, oxyphiles, que j'ai nommé cellule de Cuénot.

Ces éléments sont les seuls qui soient présents dans le sang de l'Araignée en période normale. Au cours de la mue se produisent de profondes modifications : les leucocytes hyalins se multiplient, puis se transforment en éléments très particuliers, vacuolaires, tandis que les cellules à enclaves oxyphiles semblent disparaître. Ces modifications qualitatives et quantitatives sont temporaires et après l'exuviation la formule normale se rétablit.

Les leucocytes hyalins et granuleux sont doués de mouvements amiboïdes mais les hyalins seuls semblent avoir des aptitudes, d'ailleurs peu marquées, à la phagocytose. Il n'existe pas chez l'Araignée d'organes phagocytaires spécialisés, tels qu'on en rencontre chez de nombreux groupes de Trachéates.

Le sang joue dans la nutrition un double rôle : il est accumulateur de réserves grasses par ses leucocytes qui contiennent des enclaves lipoïdes ; il est distributeur de ces mêmes réserves par l'intermédiaire du plasma qui porte aux différents organes sous forme de fines gouttelettes la graisse libérée par le tissu interstitiel, au fur et à mesure des besoins. Cette libération a lieu de telle façon que la teneur du plasma en gouttelettes graisseuses se maintient à peu près constante tant que le tissu interstitiel n'est pas complètement vidé.

Le sang des Araignées ne contient ni peroxydase, ni tyrosinase. Aucun métal respiratoire ne peut être mis en

évidence au niveau des globules ou dans les cendres du sang total.

SECRETION DE LA SOIE

Les glandes séricigènes répondent à des types anatomiques variés et leurs produits de sécrétion ne sont pas tous identiques. Cependant les processus cytologiques essentiels de la formation de la soie sont communs à toutes les variétés. Ils sont dominés par deux faits principaux :

1° en premier lieu, la masse sécrétée, qui s'accumule dans la lumière des glandes, résulte de la fusion de boules qui sortent individuellement du cytoplasme; ces boules ont une origine mitochondriale constante; leur formation est à peu près continue.

2° en second lieu, tous les fils sécrétés, sauf ceux qui, très particuliers, proviennent du cribellum, sont formés de deux substances qui diffèrent par leurs propriétés chimiques et par leurs affinités colorantes; ces deux substances restent d'abord distinctes, l'une entourant l'autre, dans les conduits excréteurs; mais elles se fusionnent en une seule matière homogène avant la traversée des filières, et le fil émis au dehors est un. Elles sont sécrétées par deux zones distinctes, superposées, des glandes, dans lesquelles on trouve deux types d'enclaves nettement différents. Cependant les réactions chimiques de celles-ci ne permettent pas de les identifier à chacun des deux corps que depuis longtemps les chimistes avaient caractérisés dans la soie industriellement utilisée du Bombyx du mûrier; elles représentent donc des corps véritablement « séricigènes », dont la transformation n'a lieu, au plus tôt, que dans le canal chitineux terminal. Il est remarquable de constater que ces faits ne concordent pas avec ceux qui ont été décrits jusqu'à présent chez les larves de Lépidoptères; d'ailleurs l'étude microchimique comparative de la soie du Bombyx du mûrier et d'une soie d'Araignée m'a révélé entre elles de sensibles différences de nature. De plus, la composition des diverses soies émises chez les Aranéides par les différents types de glandes offre des variations très appréciables.

Je ne crois pas pouvoir mieux faire, en terminant, que de dégager des faits particuliers qui les ont fait naître les enseignements cytologiques généraux qui me paraissent résulter de mes observations chez les Aranéides :

L'étude des Araignées m'a persuadé qu'une même fonction physiologique essentielle peut être assurée dans des familles très voisines par des processus cellulaires tels qu'à côté de caractères communs fondamentaux, concernant par exemple l'origine nucléaire, ou la nature chimique identique des produits, ils présentent des variations morphologiques importantes, remarquablement nettes; je rappelle à ce sujet mes observations sur les tubes de Malpighi ou sur le cloaque. Si tous les cytologistes demeuraient persuadés que l'image qu'ils observent sur une espèce n'a pas d'existence obligatoire en dehors de celle-ci, bien des généralisations illégitimes, bien des controverses stériles pourraient être évitées.

La cytologie générale de l'Araignée est dominée par l'intensité et l'évidence des processus élaborateurs nucléaires. Le noyau est le siège de transformations cycliques et figurées dont l'origine est souvent le nucléole et qui peuvent aboutir aussi bien à l'élaboration de substances de déchet (tissu interstitiel, tubes de Malpighi, cloaque...) qu'à la synthèse de produits utiles (cellules à ferments de l'épithélium intestinal). Le chondriome paraît avoir au contraire un rôle relativement réduit, et semble seulement responsable de la formation des enclaves grasses du tissu interstitiel et des boules sérícigènes.

La loi qui établit un antagonisme entre l'activité élaboratrice de la cellule et son pouvoir de multiplication (loi de Prenant) trouve une éclatante confirmation chez les Aranéides. Elle y est même précisée en ce sens que c'est l'activité élaboratrice du noyau lui-même qui se montre ici incompatible avec la possibilité pour l'élément de se reproduire. Les

noyaux si actifs dont il a été question précédemment ne présentent jamais de mitoses. Au contraire les noyaux des éléments de remplacement spécialement consacrés à la multiplication, comme les cellules basales de l'intestin, se distinguent de tous les autres par une absence remarquable d'enclaves intranucléaires.

Enfin, le problème si fréquemment discuté de savoir dans quelle mesure la division directe peut être le mode normal et exclusif non seulement d'accroissement mais encore d'entretien d'un tissu, reçoit ici une solution très nette : plusieurs organes (tubes de Malpighi, tissu interstitiel...) qui subissent un accroissement et sont le siège d'une usure considérable au cours de la vie, ne présentent jamais de figures de karyokinèse, mais des images d'amitoses très démonstratives; les figures de division directe peuvent d'autant moins échapper que chez l'Araignée l'activité mitotique est périodique et limitée à un court espace de temps en rapport avec la mue.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

J'ai annoncé au début de ce travail mon intention de le compléter par une bibliographie aussi étendue que possible en ce qui concerne l'anatomie microscopique, l'histophysiologie et l'embryologie des Aranéides. J'ai volontairement laissé de côté comme appartenant à un ordre de recherches tout à fait différent les mémoires ayant trait à la morphologie externe, à la systématique ou à la répartition géographique. Je n'ai de même retenu les notes ou articles concernant les mœurs et le comportement des Araignées que dans la mesure où ils intéressaient la physiologie des organes des sens, par exemple.

Pour rendre l'énumération des ouvrages plus facile à consulter, j'ai classé ceux-ci en un certain nombre de chapitres qui sont les suivants :

Ouvrages généraux.

Appareil digestif.

Excrétion.

Sang et appareil circulatoire.

Appareil respiratoire.

Glandes séricigènes et soie.

Appareil génital et reproduction.

Système nerveux et organes des sens.

Venin et glandes à venin.

Divers.

Embryologie générale.

J'ai terminé par une liste des articles ne concernant pas les Araignées, mais auxquels j'ai fait allusion dans le texte.

Ouvrages généraux

- AUSSERER. — Beobachtungen über Lebensweise, Fortpflanzung und Entwicklung der Spinnen. *Zeitschr. des Ferdinandsmus. f. Tirol*, 1867.
- BERTKAU (P.). — Versuch einer natürlichen Anordnung der Spinnen. *Arch. f. Naturg.* 44 Jahrg. Bd I, 1878.
- *Ueber die Gattung Argenna*. Id. Jahrg. XLIX. Bd I, 1883.
- BLACKWALL (E.). — Researches into the structure, fonctions and economy of the Araneida. *Ann. and Mag. of Nat. Hist.* Vol. XV, p. 237, 1845.
- *Spiders of Great Britain and Ireland*, 1861-1864.
- BLANCHARD. — *L'organisation du règne animal*, 1851-1859.
- BÜSENBURG. — Die Spinnen Deutschlands. *Zoologica*, Bd XIV, 1901-1903.
- BRANDT. — Recherches sur l'anatomie des Araignées. *Ann. d. Sc. Nat. Zool.*, 2^e série, vol. XIII, 1840.
- BRANDT u. RATZBURG. — *Medizinische Zoologie*, 1833.
- CAMBRIDGE. — On some new genera and species of Araneida. *Proceed. of the Zool. Soc. of London*, 1873.
- CHYZER u. KULCZINSKY. — *Araneæ Hungariæ*. Budapest, 1891-1897.
- DAHL. — Analytische Bearbeitung der Spinnen Norddeutschlands. *Schriften d. Naturw. Ver. f. Schleswig-Holstein*. Bd V, H. I, 1883.
- Lycosiden oder Wolfspinnen Deutschlands und ihre Stellung im Haushalte der Natur. *Nova Acta. Abh. d. Kais. Leop. Karol. deutschen Akad. d. Naturf.* Bd LXXXVIII, 1908.
- Arachnoidea in *Handwörterbuch der Naturwissenschaften*. Bd I, pp. 485-514. Iena, 1912.
- *Vergleichende Physiologie und Morphologie der Spinnentiere unter besonderer Berücksichtigung der Lebensweise*, Iena, Fischer, 1913.
- DAIBER (M.). — Arachnoidea. *Handbuch d. Morph. d. wirbellosen Tiere* Bd IV, 1913.
- DORTHES. — Observations on the structure and oeconomy of some curious species of Aranea. *Transact. of the Linn. Soc. London*, vol. II, 1792.
- DUGÈS. — Observations sur les Aranéides. *Ann. d. Sc. Nat. Zool.*, 2^e série, tome VI, 1836.
- Addition au précédent mémoire. Id.
- *Edition illustrée du Règne animal de Cuvier*, tome XIV.
- *Traité de Physiologie comparée*, 1838.
- GAEDE. — Beiträge zur Anatomie der Insekten. *Nov. Act. nat. curiosorum*, 1823.

- GRÜBE. — Einige Resultate aus Untersuchungen über die Anatomie der Araneiden. *Müller's Archiv f. Anat.*, 1842.
- HAMBURGER (C.). — Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der *Argyroneta aquatica*. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd XCVI, p. I.
- HANSEN. — Organs and characters in different orders of Arachnids. *Entomologiske Meddelelser Kjøbenhavn*. Bd IV.
- KESSLER. — Beiträge zur Naturgeschichte und Anatomie des Genus *Lycosa*. *Bull. de la Soc. des Nat. de Moscou*, 1849.
- LEBERT. — Spinnen der Schweiz. *Neue Denkschr. der allg. schweiz. Ges. f. d. ges. Naturw.* Bd XXVII. Abt. I, Zurich, 1876.
- LEYDIG. — Zum feineren Bau der Arthropoden. *Müller's Arch. f. Anat.*, 1855.
- *Lehrbuch der Histologie*, 1857.
- *Tafeln zur vergleichenden Anatomie*, 1864.
- LYONNET. — Anatomie de différentes espèces d'Insectes. *Mém. du Mus. d'Hist. Nat.*, t. XVIII, 1823.
- MARX. — On the importance of the structural characters of *Hypochilus* in the classification of Spiders. *Proc. of the Entom. Soc. of Washington*, vol. I, 1888.
- MEADE. — On some points of the Anatomy of the Araneidæ. *British Association Reports*, 1858.
- MENGE. — Über die Lebensweise der Arachniden. *Neueste Schriften der Naturf. Ges. in Danzig*. Bd IV, p. I, 1843.
- Preussische Spinnen. *Schriften d. Naturf. Ges. in Danzig*, 1866-1878.
- MITROPHANOFF. — Sur l'anatomie de l'*Argyronète aquatique*. *Mém. de la Soc. des Amis des Sc. natur.*, t. XXXVII, 1881.
- Voir aussi : *Sitz. prot. Ges. Nat. Antrop. und Ethn. Univ. Moskau*, 1881.
- PETRUNKEWITCH. — Contribution to our knowledge of the Anatomy and relationships of Spiders. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 1909.
- PLATEAU. — Observations sur l'*Argyronète aquatique*. *Ann. d. Sc. Nat. Zool.*, 5^e série, tome VII.
- Voir aussi : *Bull. Acad. Roy. Belgique*, t. XXIII, p. 96, 1867.
- POCOCK. — On some points in the morphology of the Arachnida. *Ann. and Mag. of Nat. Hist.*, 6^e série, vol. II, 1893.
- PRACH. — Monographie der Thomisiden der Gegend von Prag. *Verh. Zool. Bot. Ges. Wien*. Bd XVI, 1866.
- RAMDOHR. — Abhandlungen über die Verdauungswerkzeuge der Insekten. Cité par BERTKAU, 1884. (Cf Appareil digest.)
- RAY LANKESTER. — The structure and classification of the Arachnida. *Quart. Journ. Micr. Sc.*, vol. XLVIII, pp. 165-269, 1904.

- SCHIMKEWITSCH. — Anatomie de l'Epeire. *Ann. d. Sc. Nat. Zool.* 6^e série, vol. XVII, pp. 1 à 94, 8 pl., 1884.
Voir aussi : *Zool. Anz.* 4. Jahrg, 1881, et (en russe) : *Sitz. prot. Ges. Nat. Antrop. und Ethn. Univ. Moskau.* Bd XXXVII, 1881.
- SCHNEIDER (A.). — Mélanges arachnologiques. *Tablettes zoologiques*, tome II. Poitiers, 1892.
- SIEBOLD. — *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere*, 1848.
- SIMON (E.). — *Histoire naturelle des Araignées*, 2^e éd., Paris. — *Les Arachnides de France*, Tomes I à VI. Mulo, Paris, 1914.
- SÖRENSEN. — Sur la morphologie de l'abdomen des Araignées. *Kjobenhavn Vid. Selsk. Overs.*, pp. 351 à 394, 1 pl. 5 fig., 1916.
- TREVIRANUS. — Ueber den inneren Bau der Arachniden. *Zeitschr. f. Physiol.*, 1812.
— Abhandlung über den inneren Bau der ungeflügelten Insekten. *Verm. Schriften.* Bd I, 1816.
- VOGT et JUNG. — *Traité d'Anatomie comparée*, tome II, p. 204, Paris, 1889.
- WAGNER. — Beiträge zur Phylogenie der Arachniden. *Ienaische Zeitschr. f. Naturw.* Bd XXIX, 1895.
- WALCKENAER. — *Histoire naturelle des Insectes aptères*. Paris 1837.
- WASMANN. — Beiträge zur Anatomie der Spinnen. *Abhandl. a. d. Gebiete d. Naturwiss. Naturwiss. Verein Hamburg*, 1846.
- WEISSENBORN. — Beiträge zur Phylogenie der Arachniden. *Ienaische Zeitschr. f. Naturw.* Bd XX, 1886.

Appareil digestif

- BERLESE. — Circa il mesointestino di alcuni Aracnidi. *Rivista di Patol. Vegetale.* Anno 7, pp. 226 à 251, 3 pl., 1899.
- BERNARD (J.). — Notes on some of the digestive process in Arachnids. *Royal Microsc. Soc.*, vol. XIX, pp. 426 à 443, 1 pl., 1893.
- BERTKAU (P.). — Ueber den Bau und die Funktion des Oberkiefers bei den Spinnen. *Arch. f. Naturg.* Jahrg. XXXVI, 1870.
— Vorläufige Mittheilungen über den Bau und die Funktion der sogenannten Leber bei den Spinnen. *Zool. Anz.* Bd. XCV, 1881.
— Ueber den Bau und die Funktion der sogenannten Leber

- der Spinnen. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd XXIII, pp. 214 à 246, 1 pl., 1884.
- Ueber den Verdauungsapparat der Spinnen. *Id.* Bd XXIV, pp. 399 à 450, 2 pl., 1885.
- BIEDERMANN. — Die Ernährung der Arachniden. *Handbuch der vergleichenden Physiologie* (Winterstein). Bd II. 1 Hälfte, pp. 698 à 725, 1911.
- BLANCHARD (E.). — Des fonctions du foie chez les Arachnides. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. LI, p. 1256, 1855.
- CAMPBELL. — On certain glands of the maxillae of Spiders. *Linn. Soc. of London*, 1881.
- CRONENBERG. — Ueber die Mundtheile der Arachniden. *Arch. f. Naturg.* Jahrg. XLVI, 1880.
- HAMBURGER, CLARA. — Zur Kenntniss des Mitteldarmes der Spinnen. *Zool. Anzeiger*. Bd XLVIII, 7 pages et fig., 1916.
- KOBERT. — Über die Enzyme wirbelloser Tiere. *Pflüger's Arch.* Bd XLIX, p. 174, 1903.
- OETCKE. — Histologische Beiträge zur Kenntniss der Verdauungsvorgänge bei den Araneiden. *Zool. Jahr* 6. Abt. f. allg. *Zool.* Bb XXXI, pp. 245 à 275, 1 pl., 1912.
- PLATEAU (F.). — Recherches sur la structure de l'appareil digestif et sur le phénomène de la digestion chez les Aranéides dipneumones. *Bull. Ac. Roy. Bruxelles*, 1877.
- Voir aussi : *Bull. de l'Acad. belge d. Sc. et Belles-Lettres*, 2^e série, vol. XLIV, 1877.
- RABAUD (E.). — Sur l'instinct paralyseur des Araignées. *C. R. Acad. Sc. Paris*, tome CLXXII, 1921.

Excrétion

- BRUNTZ. — Contribution à l'étude de l'excrétion chez les Arthropodes. *Arch. de Biol.*, tome XX, pp. 216 à 420, 3 pl., 1904.
- DAVY. — Additional notes on the urinary excrements of Insects with some observations on that of Spiders. *Edimb. new Philos. Journ.*, vol. XL, p. 231, 1846.
- CRONENBERG. — Die Exkretion (Tracheaten). *Handwörterbuch der vergleichenden Physiologie*. Bd II, 2 Hälfte, pp. 695 à 759, 1921.
- FAUSSEK. — Über Guaninablagerung bei Spinnen. *Zool. Anz.* Bd XXXV, 1909.
- Voir aussi : *Mem. Ac. St Petersb.*, vol. XXIV, 1909.
- FURTH. — V. *Vergleichend chemische Physiologie der niederen Tiere*, Iena, 1903.

- GORUP-BESANEZ u. WILL. — Guanin, ein wesentlicher Bestandteil gewisser Sekrete wirbelloser Tiere. *Gelehrte Anzeigen (Mitgliedern der kgl. Bayr. Akad. Wiss.)* Bd XXVII, p. 825, 1848.
Voir aussi : *Liebig's Annalen*. Bd LXIX, p. 117, 1849.
- GRIFFITHS et JOHNSTONE. — Investigations on the malpighian tubes and the « hepatic cells » of the Araneina. *Proc. R. Soc. Edinburgh*, vol. XVI, 1889.
— *Physiology of the Invertebrata*. London, 1892.
- KOWALEWSKY. — Ueber die Excretionsorgane der Insekten, Spinnen und Tausendfüßler (en russe). *Abhandl. d. Naturwiss. Ges. naturf. Freunde*. Bd XIV. Odessa, 1869.
— Ein Beitrag zur Kenntniss der Excretionsorgane. *Biol. Centralblatt*, Bd IX, 1889.
— Sur les organes excréteurs chez les Arthropodes terrestres. *Congrès internat. de Zoologie*, 2^e session, 1^{re} partie, Moscou, 1892.
— Etude expérimentale sur les glandes lymphatiques des Invertébrés. *Bull. Ac. Imp. d. Sc. de St-Petersbourg*, série 4, tome XXXVI, pp. 273 à 295, 1894.
Voir aussi : *Mélanges biologiques*, tome XIII, 1894.
- RABAUD (E.). — Note sommaire sur l'adaptation chromatique des Thomisides. *Bull. Soc. Zool. de France*, 1918.
— Deuxième note sur l'adaptation chromatique des Thomisides. *Id.*, 1919.
— Recherches sur la variation chromatique et l'homochromie des Arthropodes terrestres. *Bull. biol. Fr. et Belgique*, tome LVII, pp. 1 à 69, 4 figures, 1923.
- VENEZIANI. — Note sulla struttura istologica e sui meccanismo d'escrezione dei tubi di Malpighi. *Monit. Zool. Ital.*, vol. XIV, p. 322, 1903.
— Valore morfologico e fisiologico dei tubi Malpighiani. « *Redia* », *giorn. di Entomol.*, vol. II, pp. 176 à 230, 3 pl., 1904.
- WEINLAND. — Notiz über das Vorkommen von Guanin in den Exkrementen der Kreuzspinne. *Zeitschr. f. Biol.* Bd VII, pp. 390 à 395, 1889.

Glandes coxales

- BERTKAU (Ph.). — Ueber die Coxaldrüsen. *Verhandl. Nat. ver. Bonn*. Bd XLI, 1885.
- BUXTON. — Notes on the Anatomy of Arachnids ; the coxal glands ; the ganglia. *Journ. Morph. Philadelphia*, vol. XXIX, pp. 1 à 25, 3 pl., 1917.
- LANKESTER. — On the squeletotrophic tissue and coxal glands of *Limulus*, Scorpion and Mygale. *Quart. Journ. of Micr. Sc.*, vol. XXIV, 1884.

Voir aussi : *Proc. Roy. Soc.*, n° 221, 1882.

LOMAN. — Neues über das Nephridium (Coxaldrüse) der Arachniden. *Bijl. Tot de Dierkunde.*, vol. XIV, 1887.

PACKARD. — The coxal glands of Arachnida and Crustacea. *Amer. Natural.*, vol. XVII, p. 795, 1883.

PELSENEER. — Coxal glands of Mygale. *Proc. Zool. Soc.*, 1885.

STURANY. — Die Coxaldrüsen der Arachnoiden. *Arbeiten aus dem Zool. Int. d. Univ. Wien*, 19 pages, 1891.

Sang et appareil circulatoire

BLANCHARD (E.). — L'appareil circulatoire et les organes respiratoires dans les Arachnides. *Ann. d. Sc. Nat. Zool.*, 3^e série, tome XII, 1849.

— Notes sur le sang des Arachnides. *Id.*

— Observation sur la circulation du sang chez les Arachnides. *C. R. Acad. Sc. Paris*, tome XXXIV, 1852.

— Sur les mouvements du fluide nourricier chez les Arachnides pulmonaires. *Id.*, tome XXXVI, 1853.

BRUCKE. — Die Bewegung der Korpersäfte (Araneina). *Handbuch der vergleichenden Physiologie* (Winterstein). Bd I, 1^{re} Hälfte, pp. 926 à 931. Iena, 1923.

CARLSON (A.-J.). — Comparative physiology of the Invertebrate heart. *Amer. Journ. of Physiol.*, vol. XV, p. 127, 1905.

CATTANEO. — Sulla morfologia della cellula ameboidi dei Molluschia e Arthropodi. *Boll. Scient.*, tome II, 1889.

CAUSARD (M.). — Sur la circulation du sang chez les jeunes Araignées. *C. R. Acad. Sc. Paris*, tome CXIV, p. 1035, 1892.

— Sur l'appareil circulatoire de la Mygale cœmentaria. *C. R. Acad. Sc. Paris*, tome CXVI, 1893.

— Recherches sur l'appareil circulatoire des Aranéides. *Thèse Fac. Sciences Paris*, 1896.

Voir aussi : *Bull. sc. de la France et de la Belgique*, tome XXIX, 1896.

CLAPARÈDE (E.). — Etudes sur la circulation du sang chez les Aranées du genre Lycose. *Ann. d. Sc. nat. Zool.*, 5^e série, tome II, 1864.

Voir aussi : *Mém. de la Soc. de physique et d'hist. nat. de Genève*, tome XVII, p. 1, 1863.

CUÉNOT. — Etudes sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale ; 2^e partie, Invertébrés. *Arch. Zool. exper. et gen.*, 2^e série, vol. IX, 1891.

— Les globules sanguins et les organes lymphoïdes des Invertébrés. *Arch. Anat. microsc.*, tome I, 1897.

FLEIG (C.). — Activité peroxydasique comparée du sang et des organes chez les Crustacés, les Mollusques et les Ara-

- chnides à sang hémocyannique (réaction à la phénolphthaleine). *C. R. Soc. Biol.*, vol. LXIX, pp. 110-112, 1910.
- FRANZ (V.). — Ueber die Struktur des Herzens und die Entstehung von Blutzellen bei Spinnen. *Zool. Anz.* Bd XXVII, pp. 192 à 204, 1904.
- GRIFFITHS. — Physiology of Invertebrates. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, 1892.
- Respiratory proteids. *Id.*, 1899.
- KOLLMANN. — Recherches sur les leucocytes et les tissus lymphoïdes des Invertébrés. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, tome VIII, pp. 1 et suivantes, 1908.
- PAPPENHEIM. — Sur les organes circulatoires des Araignées. *C. R. Acad. Sc. Paris*, tome XXVII, 1848.
- PETRUNKOVITCH. — Über die Circulationsorgane von *Lycosa carolinensis* Walck. *Zool. Jahrb.* Bd XXXI Abt. f. Morph., 1910.
- The circulatory system and segmentation in Arachnida. *Jour. Morph.*, vol. XXXVI, n° 2, mars 1920.
- SCHNEIDER. — Sur les appareils circulatoire et respiratoire de quelques Arthropodes. *C. R. Acad. Sc. Paris*, tome CXIII, 1891.
- SCHULTZ. — Die Körpersäfte (Tracheaten). *Handbuch der vergleichenden Physiologie* (Winterstein). Bd I, 1^{re} Hälfte, pp. 746 à 805, 1923.
- WAGNER. — Du sang des Araignées. *Arch. slav. Biol.*, tome IV, pp. 297 à 336, 1887.
- La mue des Araignées. *Ann. d. Sc. Nat. (Zool.)*, 7^e série, vol. VI, pp. 280 à 389, 4 pl., 1888.
- Etude sur l'activité du cœur chez les Araignées. *Ann. d. Sc. Nat. (Zool.)*, 7^e série, vol. XV, 1893.
- WILLEM (V.). — Les mouvements du cœur et les mouvements respiratoires de deux espèces d'Araignées. *Amsterdam Proc. Sc. K. Akad. Wett.*, vol. XIX, pp. 162 à 167, 1916.
- Voir aussi : *Amsterdam Werk. Gen. Nat. Genees. Heelk.*, vol. VIII, p. 624, 1917.
- Observations sur la circulation sanguine et la respiration pulmonaire chez les Araignées. *Arch. Neerl. d. Physiol.*, vol. I, pp. 226 à 256, 1917.
- WILLEM (V.) et BASTERT. — Essai d'inscription des pulsations cardiaques chez une Araignée. *Id.*, vol. II, pp. 285 à 289, 3 figures, 1917.

Appareil respiratoire

- BABAK (E.). — Die Mechanik und Innervation der Atmung : Arachnoidea, pp. 514 à 519. *Handb. d. vergl. Physiologie* (Winterstein). Bd I, 2^{te} Hälfte, 1921.

- BENEDEN (van). — Sur la structure et la signification de l'appareil respiratoire des Arachnides. *Bull. Sc. du départ. du Nord*, 5^e année, 1882.
- BERNARD. — An endeavour to show that the Tracheae of the Arthropoda arose from setiparous glands. *Zool. Jahrb.* Bd V, 1893.
- Additional notes on the origin of the tracheae from setiparous glands. *Ann. and Mag. of Nat. Hist.*, 6^e série, vol. II, 1893.
- Vestigial stigmata in the Arachnida. *Id.*, vol. XIV, 1894.
- BERTEAUX (L.). — Le poumon des Arachnides. *La Cellule*, tome V, p. 253, 1889.
- BERTKAU (P.). — Über die Respirationsorgane der Araneen. *Archiv. f. Naturg.*, XXXVIII Jahrg. Heft 2, 1872.
- Über das Tracheensystem einiger Arachniden. *Verhandl. der Natur. Ver. d. preuss. Rheinl. u. Westphal.*, XXXIII Jahrg., 1876.
- BLANCHARD (E.). — L'appareil circulatoire et les organes respiratoires chez les Arachnides. *Ann. d. Sc. Nat. (Zool.)*, 3^e série, tome XII, 1849.
- CARPENTER. — The development of Spiders Lungs. *Nat. Sc. London*, vol. VI, 1895.
- DUGÈS. — Ueber die Respiration der Spinnen. *Fror. Not.* Bd XLIII, 1835.
- FAGE. — Sur quelques Araignées Apneumones. *C. R. Acad. Sc. Paris*, tome CLXXII, 1921.
- HALLER. — Über die Atmungsorgane der Arachniden. Ein Beitrag zur Stammesgeschichte dieser Tiere. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd LXXIX, 1912.
- Das zweite Fächertracheenpaar der mygalomorphen Spinnen. *Id.* Bd LXXXIV, pp. 438-445, 3 fig., 1914.
- IVANIC (M.). — Über die Lungenentwicklung bei dipneumonen Araneinen. *Zool. Anz.*, vol. XL, pp. 283-289, 1912.
- JANECK. — Die Entwicklung der Blättertracheen und der Tracheen bei den Spinnen. *Ienaische Zeitsehr. Nat. Wiss.* Bd XLIX, pp. 587 à 646, 1909.
- JAWOROWSKI. — Die Entwicklung der sogenannten Lungen bei den Arachniden und speciell bei *Trochosa singoriensis*. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd LVIII, 1894.
- LAMY (E.). — Note sur l'appareil respiratoire trachéen des Aranéides. *Bull. Soc. Entom. France*, 1900.
- Sur les différentes formes de l'appareil trachéen dans une même famille d'Aranéides. *Id.*, 1901.
- Recherches anatomiques sur les trachées des Araignées. *Ann. d. Sc. Nat. (Zool.)*, tome XV, pp. 149 à 280, 1902.

- Sur la terminaison des trachées chez les Aranéides. *Bull. Soc. Entom. France*, 1911.
- LEUCKART. — *Ueber den Bau und die Bedeutung der sogenannten Lungen bei den Spinnen*, 1849.
- MAC LEOD. — *Structure des trachées et circulation peritracchéenne*, Bruxelles, 1880.
- Recherches sur la structure et la signification de l'appareil respiratoire des Arachnides. *Arch. de Biol.*, t. V, p. 1, 1884.
- MONTGOMERY (Th. H. junior). — On the spinnerets, cribellum, colulus, tracheæ and lungbooks of Aranea. *Philadelphia Proc. Acad. Nat. Sc.*, 1909.
- MULLER. — Ueber die Athemorgane der Spinnen, 1828 (Isis von Œken.)
- PAPPENHEIM. — Notes sur les poumons des Araignées. *Revue et Magasin de Zoologie*, 1848.
- PLATEAU (F.). — De l'absence de mouvements respiratoires perceptibles chez les Arachnides. *Arch. de Biol.*, tome VII, p. 331, 1887.
- POUJADE (G.-A.). — Nouvelles observations sur les mœurs de l'*Argyroneta aquatica*. *Ann. Soc. Entom. France*, tome VIII, 1888.
- PURCELL (W.-F.). — Development and origin of the respiratory organs in the Aranææ. *Quart. Journ. of Micr. Sc.*, vol. LIV, pp. 1 à 110, 1909.
- The phylogeny of the tracheæ in Aranææ. *Id.*, 1910.
- ROBERTS. — The possible nature of the booklungs of Spiders. *Trans. Amer. Micr. Soc. Decatur XXXV*, p. 156, 1916.
- SCHNEIDER. — Sur les appareils circulatoire et respiratoire de quelques Arthropodes. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. CXIII, 1891.
- SCHOLLMAYER. — *Argyroneta aquatica* : Biologie mit besonderer Berücksichtigung der Atmung. *Ann. Biol. lacustre* (Bruxelles), tome VI, pp. 314 à 338, 1914.
- SIMMONS. — Development of the lungs of Spiders. *Ann. and Mag. of Nat. Hist.*, 6^e série, vol. XIV, 1894.
- WEISS. — Untersuchungen über die Lunge und die Atmung der Spinnen. *Zool. Jahrb. (Abt. f. allg. Zool. u. Physiol.)*. Bd XXXIX, 1922.
- WILLEM. — Cf. *Appareil circulatoire*.

Glandes séricigènes et soie

- APSTEIN (C.). — Bau und Funktion der Spinndrüsen der Araneida. *Arch. f. Naturg.* Bd LV, pp. 1 à 74, 3 pl., 1889.
Voir aussi : *Inaug. Dissert.*, Berlin, 1889.
- BALBIANI. — Contribution à l'étude des sécrétions epithéliales dans l'appareil femelle des Arachnides. *Arch. Anat. micros.* tome I, pp. 4 à 68, pl. I et II, 1897.

- BERTKAU (P.). — Cribellum und Calamistrum. *Arch. f. Naturg.* pp. 316 à 359, 1 pl., 1882.
- BUCHHOLZ-LANDOIS. — Anatomische Untersuchungen über den Bau der Araneiden. I. Spinnapparat. *Arch. f. Anat. und wiss. Med.*, pp. 240 à 255, 2 pl., 1868.
- DAHL (F.). — Ein Versuch den Bau der Spinne physiologisch-ethologisch zu erklären. *Zool. Jahrb. Abt. System.* Bd XXV. p. 339, 1908.
- Seidenspinne und Spinnenseide. *Mitt. Zool. Mus. Berlin.* Bd VI, 1912.
- FISCHER (E.). — Ueber Spinnenseide. *Zeitschr. f. Physiol. Chemie.* Bd LIII, p. 126, 1907.
- Voir aussi : *Sitz. Ber. d. k. preuss. Akad.*, p. 440, 1907.
- FREDERICQ (L.). — Die Sekretion von Schutz und Nutstoffen : Spinnrüsen der Araneidæ. *Handbuch d. vergl. Physiol.* (Winterstein) Bd II, 2^{te} Hälfte, pp. 109 à 112, Iena, 1910.
- HENKING (H.). — Die Wolfspinne und ihr Eicocon. Eine biologische Studie. *Zool. Jahrb., Abt. System.* Bd V, p. 185, 1890.
- HOWARD (L.-O.). — On Gossamer Spiders web. *Proc. Entom. Soc. Washington*, vol. III, p. 191, 1895.
- JAWOROWSKI. — Die Entwicklung des Spinnapparates bei *Trochosa singoriensis* (Laxm.). *Ienaische Zeitschr. Nat. Wiss.* Bd XXX, p. 39, 1894.
- JOHANSSON. — Zur Kenntniss der Spinnrüsen der Araneina. *Lund Univ. Arsskr. N. F.* x, 11 p., 8 fig., 1914.
- MAC COOK (H.). — *American Spiders and their spinning works.* Philadelphia, III vol., 1889-1893.
- MECKEL. — Mikrographie einiger Drüsenapparate der niederen Tiere. *Müller's Archiv.*, pp. 50 à 73, 1846.
- MULDER (G.-J.). — Ueber die Zusammensetzung der Herbstfäden. *Annal. d. Phys. u. Chem.* Bd 39, p. 498, 1836.
- CEFFINGER. — Der feinere Bau der Spinnorgane von *Epeira*. *Arch. f. Mikr. Anat.* Bd II, p. 1, 1866.
- SCHLOSSBERGER. — Ueber das Fibroin der Spinnfäden. *Annal. d. Chem. u. Pharm.* Bd CX, p. 245, 1859.
- TERMAYER (DE). — Researches and experiments upon the silk from Spiders, etc... *Trans. Proc. Essex Inst.*, vol. V, 1866.
- WARBURTON (C.). — The spinning apparatus of geometric Spiders. *Quart. Journ. Microsc. Sc.*, vol. XXI, p. 29, 1890.
- Arachnida Spider Webs, p. 343 in *Crustacea and Arachnids. Cambridge Natural History.* Mac Millan London 1909.

Appareil génital et reproduction

- BALBIANI. — Centrosome et Dotterkern. *Journal de l'Anat. et de la Physiol.*, tome XXIX, p. 145, 1893.

- Contribution à l'étude des sécrétions épithéliales dans l'appareil femelle des Arachnides. *Arch. Anat. Micros.*, tome I, pp. 4 à 68, pl. 1 et 2, 1897.
- BERLAND (L.). — Nouvelles observations d'accouplements d'Araignées. *Arch. Zool. exp. et gén.* Vol. LIV. Notes et revues, 1914.
- BERTKAU (P.). — Über den Generationsapparat der Arachniden. *Arch. f. Naturg.* Jahrg XLI, 1875.
- Wann und wo findet bei den Araneiden die Vereinigung der beiderseitigen Geschlechtsprodukte, also die Befruchtung der Eier, statt. *Verh. d. Natur. Ver. d. preuss. Rheinl. u. West.* Jahr. XXXIII, 1876.
- Eine erneute Beobachtung über das Einbringen des Samens in den männlichen Palpus. *Id.*, Jahrg. XXXIII, 1876.
- Über die mechanische Kraft, die bei der Begattung der Spinnen das Sperma aus dem samenenthaltenden Schlauch heraustreibt. *Ibidem.* Jahrg. XXXV, 1878.
- Zur Kenntniss der Funktion der einzelnen Teile an den Tastern der Spinnenmännchen. *Ibid.* Jahrg. XLI, 1884.
- Begattungszeichen von Spinnen. *Ibid.* Jahrg. LI, 1894.
- BLACKWALL. — On the palpi of Spiders. *Brit. Assoc. adv. Sci. Trans.* XII Report., 1843.
- BLANCHARD. — De la fécondation et du liquide séminal chez les Arachnides. *C. R. Acad. Sc. Paris*, tome L, 1860.
- BÖSENBERG (H.). — Zur Spermatogenese bei den Arachnoiden. *Zool. Anz*, Bd XXVIII, pp. 116 à 120, 1904.
- COMSTOCK. — The palpi of male Spiders. *Am. Ent. Soc. Amer. Columbus*, vol. III, 1910.
- DAHL. — Über abgebrochene Kopulationsorgane männlicher Spinnen im Körper der Weibchen. *Sitz. Ber. Ges. Naturf. Freunde.* Berlin, 1902.
- EMERTON. — On the structure of the palpal organs of male Spiders. *Proc. of the Boston Soc. of Nat. Hist.*, vol. XVI, 1874.
- *On structure and habits of Spiders*, 1878.
- New England Spiders. *Trans. of Connect. Akad.* 1882-1890.
- ENGELHARDT. — Beiträge zur Kenntniss der weiblichen Kopulationsorgane einiger Spinnen. *Zeitschr. wiss. Zool.* Bd XCVI, 1910.
- FISCHER. — Pairing of the Spider *Nephila uraculata* J. *Nat. Hist. Soc.* v. XX, 1910.
- GERHARD. — Studien über die Kopulation einheimischer Epeiriden. *Zool. Jahrb. Abt. Syst.* Bd XXXI, 1911.
- GODLEWSKI. — Physiologie der Zeugung. Spinnen, pp. 744 à 750. *Handbuch der vergleichenden Physiologie* (Wintersstein). Bd III, 2^{te} Hälfte, Iena, 1910-1914.

- HASSETT VAN. — Le muscle spiral et la vésicule du palpe des Araignées mâles. *Tijdschr. v. Entom.* XXXII Deel, 1889.
- L'épigyne des Araignées femelles. *Id.* XXXV. Deel, 1892.
- HERMANN. — Über das Sexualorgan der *Epeira quadrata*. *Verh. d. Zool. Bot. Ges. Wien.* Bd XVIII, 1868.
- HULL. — Gynandry in Arachnida. *Journ. Genetics Cambridge*, vol. VII, pp. 171 à 181, 1918.
- JARVI. — Zur Morphologie der Vaginalorgane einiger Lycosiden. *Festschrift f. Palmen.* Helsingfors, 1905-1907.
- Über das Vaginalsystem der Lycosiden. *Zool. Anzeiger.* Bd XXXII, 1908.
- *Das Vaginalsystem der Sparassiden.* Helsingfors, 1912.
- KARPINSKI. — Über den Bau des männlichen Tasters und den Mechanismus der Begattung bei *Dictyna benigna*. *Biol. Centralblatt.* Bd I, 1881-1882.
- LENDL. — Über die Begattung und Kopulationsorgane von *Trochosa infernalis*. *Termesz. Füzetek.* Bd XI, 1887.
- MONTGOMERY (Th.-H.). — Studies on the habits of Spiders, particularly those of the Mating period. *Proc. Acad. N. Sc. Philadelphia*, vol. LV, 1903.
- Further studies on the activities of Araneads. *Id.*, vol. LXI, 1910.
- OSTERLOH. — Beiträge zur Kenntniss des Kopulationsapparates einiger Spinnen. *Zeitschr. wiss. Zool.*, f. Bd CXIX, pp. 326 à 422, 42 figures et 1 planche, 1922.
- PAINTER. — Spermatogenesis in Spiders. *Zool. Jahrb. Abt. Anat.* Bd XXXVIII, pp. 509 à 576, 5 pl., 1914.
- PECKHAM. — Observations on sexual selection in Spiders of the family *Attidæ*. *Occas. papers of the Nat. Hist. Soc. of Wisconsin*, vol. I, 1889.
- Additional observations on sexual in Spiders of the family *Attidæ*. *Id.*, 1890.
- SABATIER (A.). — Sur le noyau vitellin des Araneides. *C. R. Acad. Sc. Paris*, tome XLVII, pp. 1570-72, 1883.
- SCHUTZ. — Ueber den Dotterkern, dessen Entstehung, Struktur, Vorkommen und Bedeutung, 1882.
- SÖRENSEN. — Sur le rapprochement des sexes chez quelques Araignées. *Tijdschr. v. Entom.*, vol. I, 1882.
- SPASSKIJ. — Der Hermaphroditismus bei den Spinnen. *Novocerkassk Ann. Inst. Polytechn.*, vol. III, pp. 98-99, 1914.
- STRANDT. — Studien über Bau und Entwicklung der Spinnen. *Zeitschrift f. wiss. Zool.* Bb LXXX, pp. 516 à 543, 1906.
- SZOMBATHY. — Bau und Funktionen des Bulbus genitalis der Spinnen. *Allat. Kösslem Kot XII*, 1913.
- Über Bau und Funktionen der männlichen Kopulationsor-

- gane bei *Agelena* und *Mygale*. *Ann. Mus. Nat. Hungaric*, vol. XIII, pp. 252 à 276, 1915.
- WAGNER. — Sur la fécondation des Araignées. *Mém. de la Soc. des Amis des Sc. Nat.*, tome XXXVII, 1881.
- Über Begattung der Spinnen. *Nachr. Ges. Freunde der Naturg. Moskau* Bd XXXVII, 1882.
- Entwicklung und Bau der Kopulationsorgane bei den Araneinen. *Nachr. Ges. Nov. Freunde Anthropol. und. Ethnog. Moskau*. Bd L, 1886.
- Kopulationsorgane des Männchens als Criterium für die Abstammung der Spinnen. *Horæ Soc. Ent. Rossicæ*, tome XXII, 1888.
- WALLACE (L.). — The accessory chromosom in the Spider. *Anat. Anz.* Bd XVIII, pp. 327 à 329, 5 fig., 1900.
- WESTWOOD. — A note upon impregnation of the Arachnida. *Zool. Journ. London*, vol. XV, 1828.

Système nerveux — Organe des sens

- BAGLIONI. — Physiologie des Nervensystems : Arachnoiden, p. 332. — Die niederen Sinne, pp. 530 et 548. *Handb. d. vergleich. Physiologie* (Winterstein). Bd IV, Iena, 1913.
- BERTKAU (P.). — Sinnesorgane der Spinnen. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd XXVII, 1886.
- Die Augen der Spinnen. *Id.*
- BRAILS福德-ROBERTSON (T.). — On the « Sham-death » reflex in Spiders. *Journ. of Physiol.*, vol. XXXI, pp. 410-417, 1904.
- BRANTS. — Observations sur les yeux des animaux articulés. *Ann. d. Sc. Nat. Zool.*, 2^e série, tome IX, 1838.
- DAHL (F.). — Das Gehör und Geruchsorgan der Spinnen. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd XXIV, pp. 1 à 11, 1 pl., 1885.
- Warum besitzen die Spinnentiere keine beweglichen Stie-laugen wie die höheren Krebse. *Zool. Anz.* Bd XLIV, pp. 502-504, 1914.
- DUJARDIN. — Mémoire sur les yeux simples. *Ann. d. Sc. Nat. Zool.*, 5^e série, tome VII, 1866.
- FOREL (A.). — Das Sinnesleben der Insekten, München, 1910.
- GAUBERT. — Recherches sur les organes des sens des Arachnides. *Ann. d. Sc. Nat. Zool.*, 7^e série, tome XIII, 1892.
- GRABER. — Ueber das unicorneale Auge. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd XXVII, 1886.
- GRENACHER. — Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden. Göttingen, 1879.
- HALLER (B.). — Das Centralnervensystem des Scorpions und der Spinnen. *Arch. f. Mikr. Anat.* Bd LXXIX, 1912.

- HANDL. — Ueber den Farbensinn der Thiere und die Vertheilung der Energie im Spectrum. *Sitz.-ber Akad. Wien*, 1894.
- HANSTRÖM (B.). — Further notes on the central nervous system of Arachnids : Scorpions, Phalangids, and trap-door Spiders. *Jour. Comp. Neur.*, vol. XXXV, 1923.
- HENTSCHEL. — Beitrag zur Kenntniss der Spinnenaugen. *Zool. Jahrb. Abt. Anat.* Bd XII, 1899.
- HESS (C.). — Gesichtssinn : Spinnen. *Handbuch d. vergl. Physiol.* (Winterstein). Bd IV, p. 775. Iena, 1913.
- HILTON (W.). — Sensory setae of tarantula and some of its relatives. *Pomona coll. J. Ent. Claremont cal.*, v. IV, 1912.
- A preliminary study of the central nervous system of Spiders. *Id.*
- Nerve cells of Tarantula. *Id.*, vol. V, 1913.
- HOLMGREN. — Zur vergleichenden Anatomie des Gehirns. *Stockholm Vet. Ak. Handl.*, vol. LVI, 303 pages, 12 pl., 54 figures, 1916.
- JANECK. — Das Gehirn und Bauchmark der Spinnen. *Verhandl. d. Gesell. deutscher Natur. u. Artze*, 82^{te} Versammlung Königsberg, 1910.
- KISHINOUE. — Lateral eyes of Spiders. *Zool Anz.* Bd. XIV, 1891.
- LÉCAILLON (A.). — Sur la faculté qu'ont les Araignées d'être impressionnées par le son et sur le prétendu goût de ces animaux pour la musique. *C. R. Soc. Biol.*, p. 770, 1906.
- MALLOCK. — The eyes of Spiders. *Nature*, vol. XLV, 1924.
- MANGOLD E. — Gehörsinn und statischer Sinn : Arachnoiden. *Handbuch der vergleichenden Physiologie* (Winterstein), Bd. IV, p. 895, Iena 1913.
- MONTGOMERY (T.-H.-J.). — Certain habits, particularly light-reactions, of an littoral Aranea. *Biol. Bull.*, vol. XX, p. 71, 1911.
- MÜLLER. — Sur les yeux des Insectes, des Arachnides et des Crustacés. *Ann. d. Sc. Nat. Zool.* Vol. XVII, 1829.
- NAGEL W.-A. — Vergleichend-physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs und Geschmacksinn und ihre Organe, mit einleitenden Betrachtungen aus der allgemeinen vergleichenden Sinnesphysiologie. *Bibliotheca Zoologica Stuttgart.* Bd. VII, p. 204, 1894. Cf. Autorreferat in *Biol. Centralblatt*, Bd. XIV, 1894.
- O'HEA. — Vision and lightsensitiveness. *Nature*, february, 1923.
- Tactile vision of Insects and Arachnids. *Idem*, April 1923.
- PECKHAM. — Some observations on the mental power of Spiders. *Journ. of Morph.* Bd. I., p. 383.

- The sense of sight in Spiders, with some observations on the color sense. *Trans. Wisc. Acad. Sc. Arts and Letters*, vol. X, p. 231, 1894.
- PETRUNKIEWITSCH. — Studies in adaptation : the sense of sight in Spiders. *Journ. exper. Zool.*, vol. V, p. 275 à 309, 1907.
- Sense of sight, courtship and mating in *Dugesia Hentzi*, a Teraphosidspider from Texas. *Zool. Jahrb, Abt. System*, Bd. XXXI, 1911.
- PLATEAU. — La vision chez les Arthropodes. Bruxelles, 1888.
- RABAUD E. — L'immobilisation réflexe et l'activité normale des Arthropodes. *Bull. Biol. France et Belgique*, tome LIII, 1919.
- Influence des vibrations mécaniques sur une Araignée (*Tetragnatha extensa*), *C. R. Soc. Biol.* 1921.
- Recherches expérimentales sur le comportement de diverses Araignées. *Année psychologique* 1922.
- Voir aussi les articles cités au chapitre Excrétion.
- SAINT-RÉMY. — Contribution à l'étude du cerveau chez les Arthropodes trachéates. *Arch. Zool. expér. et gén.*, 2^e série, tome V, 1887.
- SCHIMKEWITSCH. — Sur un des organes des sens des Araignées. *Zool. Anz.*, 1885.
- SOEMMERING. — De ocularum hominis animaliumque sectione horizontalis, 1818.
- SZCZAWINSKA W. — Contribution à l'étude des yeux de quelques Crustacés et recherches expérimentales sur les mouvements du pigment granuleux et des cellules pigmentaires, sur l'influence de la lumière et de l'obscurité dans les yeux des Crustacés et des Arachnides. *Arch. de Biol.*, tome X, p. 524 à 565, pl. 16 et 17, 1890.
- VIALLANES M.-H. — Les centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés. *Ann. d. Sc. Nat. Zool.*, 7^e série, tome XIV, 1892.
- VOGEL. — Über die Spaltsinnesorgane der Radnetzspinnen. *Zool. Anz.*, Bd. LIII, 1921.
- WAGNER. — Sur la coloration et le mimétisme chez les animaux. *Trav. Soc. Imp. Nat. Petersbourg*, vol. XXXI, p. 1 à 71, 1901.
- Des poils nommés auditifs chez les Araignées. *Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou*, p. 119 à 134, 1888.
- WIDMANN (E.). — Ueber den feineren Bau der Augen einiger Spinnen. *Zeitschr. f. wiss. Zool*, Bd. XC, p. 258 à 312, 1908.

Venin et glandes à venin

- AINSWORTH MITCHELL C. — The venom of Spiders. *Knowledge N. S.*, vol. II, 1905 et vol III, 1906.
- BARTELS M. — Ueber eine giftige Spinne des Haussalandes (Nord-Afrika). *Sitzber. Ges. Nat. Freunde*. Berlin, 1884.
- BERTKAU J. — Ueber das Vorkommen einer Giftspinne in Deutschland. *Verhandl. Nat. Ver. Bonn*, Bd. XLVIII, p. 89, 1891.
- Ueber den Bau der Giftdrüse einheimischer Spinnen. *Id.*, Bd. XLIX, 1891.
- BLACKWALL J. — Experiments and observations on the poison of animals of the order *Araneidae*. *Trans. of the Linn. Soc.*, vol. XXI, p. 31, 1855.
- BORDAS L. — Recherches sur les glandes venimeuses du *Latrodectus tredecimguttatus*. *Assoc. franc. pour l'av. des Sc., Congrès d'Ajaccio*, 1901.
- Recherches anatomiques histologiques et physiologiques sur les glandes venimeuses ou glandes des chélicères des Malmignathes. (*Latrodectus tredecimguttatus* Rossi.) *Ann. d. Sc. Nat. Zool.*, 9^e série, tome LXXIX, p. 147, 1905.
- BORNE. — El *Latrodectes formidabilis* de Chile. *Act. Soc. Sc. Chile*, 1892-1893-1894.
- CORSON E.-R. — The Spider bite question again. *Insect life Washington*, vol. I, p. 280, 1889.
- FABRE J.-M.-A. — Contribution à l'étude des accidents provoqués par les piqures d'Araignées. *Thèse*, Lille, 1904.
- FRANZIUS A. — Vergiftete Wunden bei Tieren und Menschen durch den Biss der in Costa Rica vorkommenden Minierspinne (Mygale). *Virch. Arch.*, Bd. XLVII, p. 235, 1869.
- FROST C. — Notes on the poisonous bite of *Latrodectus saxio*. *Victorian Nat. Melbourne*, vol. VII, p. 140, 1891.
- GAUBERT. — Note sur la structure des glandes venimeuses des Aranéides. *Bull. Soc. Philom. Paris*, tome III, p. 82, 1891.
- GRAËLLS. — Notice sur divers faits qui confirment la propriété venimeuse du *Latrodectus malmignatus*. *Ann. Soc. Entom. France*, p. 205, 1842.
- FREDERICK L. — Die Sekretion von Schutz und Nutzstoffen : Giftdrüsen der Araneidae, p. 102 à 107. *Handbuch der vergleich. Physiologie* (Winterstein). Bd II, 2^e Hälfte, Iéna, 1910.
- GRÜBE E. — Ueber den Biss einer giftigen Spinne, 56 *Jahrb. d. Schles. Ges. f. vaterl. Kult.*, p. 117, 1879.
- HASSELT VAN. — Le venin des Araignées. *Tijds. Entom.*, vol. XXXIX et vol. XLI, 1899.

- HORN. — Untersuchungen über die Giftdrüsen der Spinnen. 24 *Ber. Oberhess. Ges. Giessen*. Bd XXIV, p. 25, 1886.
- HOUSSAY F. — Une hémolysine d'Araignée. *C. R. Soc. Biol.*, tome LXXIX, p. 658, 1916.
- ROBERT. — Beiträge zur Kenntniss der Giftspinnen, 191 p., Stuttgart, 1901.
- KÖEPPEN F.-J. — Ueber einige in Russland vorkommende giftige und vermeintlich giftige Spinnen, 1881 (cité d'après von FÜRTH).
- LAMBOTTE. — Notice sur le Thérédion malmignathe. *Bull. Acad. Sc. Bruxelles*, tome IV, p. 488, 1837.
- LÉVY R. — Sur les toxines des Araignées et particulièrement des Tegénaïres. *C. R. Acad. Sc. Paris*, tome CLXII, p. 83, 1916.
- Contribution à l'étude des toxines chez les Araignées. *Ann. d. Sc. Nat. Zool.*, série 10, tome 1, pages 161 à 399, 1916. — Voir aussi : *Thèse Fac. des Sciences Paris*, 1916.
- MAC LEOD J. — Notice sur l'appareil venimeux des Aranéides. *Arch. de Biol.*, tome II, p. 573. — Voir aussi : *Bull. Acad. Belg.*, tome L, p. 488, 1880.
- OZANAM Ch. — Sur le venin des Arachnides. Paris, 1856.
- PANCERI. — Esperienze sopra il veneno della *Lycosa tarantula*. *Rendiconti dell'Accad. Pontoniana Napoli*, 1868.
- PHILIPPI R.-A. — Die giftige Spinne Chiles. *Zool. Garten*. Bd. XXXV, p. 51.
- PHISALIX. — Effets physiologiques du venin d'une grande Mygale de Haïti, le *Phormietopus cancerides* Pocock. *Bull. Museum*, Paris, 1912.
- Effets physiologiques du venin de la Mygale de Corse *Cteniza Sauvagei*. Rossi. *Id.*
- RAIKEN A. — Recherches, observations, expériences sur le Thérédion malmignathe de Volterra et sur les effets de sa morsure. *Ann. d. Sc. Nat. Zool.*, tome XI, p. 5, 1839.
- REESE. — Venomous Spiders. *Science*, October 1921.
- RILEY W.-A. — The so-called mandibles of Spiders. *Psyche*, vol. IX, p. 368, 1902.
- SACHS H. — Zur Kenntniss des Kreuzspinnengiftes. *Hofmeister's Beitr. z. chem. Physiol.* Bd II, p. 125, 1902.
- WILSON W.-H. — On the poison of Spiders with especial reference to that of *Chaetopelma olivacea*. *Rec. Egypt. Gov. School med. Cairo*, vol I, p. 141 à 150, 1901.

Divers

- BERLAND (J.). — Note sur le cycle vital d'une Araignée cribel-

- late *Uloborus plumipes* Lucas. *Arch. Zool. exper. et gén.*, t. LIV, Notes et revues, 1914.
- FREDERICQ L. — L'Autotomie. *Travaux du Labor de Physiol.* t. II, pp. 201 à 221, 1888.
- FRIEDRICH. — Regeneration der Beine und Autotomie bei Spinnen. *Arch. Entw. Mech.* Bd XX, pp. 469 à 507, 2 pl., 1905-1906.
- GAUBERT. — Glandes patellaires des Araneides. *Bull. Soc. Philom. Paris*, tome III, p. 82, 1891.
- LEBERT. — Ueber den Wert und die Bereitung des Chitinskeletts der Arachniden für mikroskopische Studien.
— *Sitzber d. Math. Naturw. klasse d. kaiserl. Akad. d. Wissensch. Wien*, Bd. LXIX, 1874.
- OPPENHEIM. — Autotomie und Regeneration bei Ephemeriden (*Chlæon*) und Wasserspinnen (*Argyroneta aquatica*). *Diss. Marburg. Fulda*. 68 p., 1 pl., 1913.
- TURCHINI J. — Nouvelles observations en lumière de Wood. *C. R. Soc. Biol.*, tome XCIII, p. 1.088, 1925.
- VOSSELER. — Untersuchungen über Muskeln der Arthropoden. *Dissert. Tübingen*.
- WAGNER. — Régénération des organes perdus chez les Araignées. *Bull. de la Soc. Imp. des Nat. de Moscou*, 1887.
- Note biologique sur la Tarentule. *C. R. de la Section zool. des Amis des Sc. Nat. de Moscou*, 1886.
- La mue des Araignées. *Ann. d. Sc. Nat. Zool.*, 7^e série, vol. VI, p. 280 à 389, 4 pl., 1888.
- WEISS. — Regeneration und Autotomie bei der Wasserspinnne, *Argyroneta aquatica*. *Arch. f. Entwick. Mech.* Bd XXIII, p. 643, 1907.

Embryologie générale

- BALBIANI. — Mémoire sur le développement des Aranéides. *Ann. d. Sc. Nat. Zool.*, vol. XVIII, 1873.
- BALFOUR. — Notes on the development of the Araneina, 1880.
- BARROIS. — Recherches sur le développement des Araignées. *Journal de l'Anat. et de la Physiol.*, p. 529, 1877.
- BRUCE. — Observations on the Embryology of Spiders. *Amer. Nat.*, vol. XX., 1886.
- CAMPBELL F.-M. — On a probable case of parthenogenesis in the House spider (*Tegenaria Guyonii*). *Journ. Linn. Soc.*, London, vol. XVI, 1883.
- CARUS. — Ueber die Entwicklung des Spinneneis. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd II, p. 97, 1850.
- CHIMKIEVITCH V. — Sur les phénomènes provoqués dans les

- œufs d'Araignées par la morsure de la larve d'Ichneumon.
Troud. St-Petersb., Obchtch., vol. XIX, fasc. I, 1898.
- DAMIN N. — Ueber Parthenogenesis bei Spinnen. *Verhandl. d. Zool. Bot. Ges. in Wien*, Bd XLIII, 1893.
- FULINSKI. — Ein Beitrag zur Keimblätterbildung der Araneinen. *Bull. intern. Acad. Krakow*, 1912.
- HAMBURGER C. — Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der *Argyroneta aquatica*. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd XCVI, p. 1 à 31, 1 pl., 1910.
- KAUTZSCH G. — Über die Entwicklung der *Agelena labyrinthica*. *Zool. Jahrb. Abt. Anat.*, Bd XXVIII, 1909 et Bd XXX, 1910.
- Über die Entwicklung von Spinnenembryonen unter dem Einfluss des Experiments. *Arch. Entw. Mech.*, Bd. XXX, p. 369-388, 44 fig., 1910.
- KINGSLEY. — The development of Spiders. *Amer. Nat.*, vol. XXXI, 1887.
- KISHINOUE. — On the development of Araneina. *Jour. Coll. Sc. Univ. of Japan*, vol. IV, 1890-91.
- KORSCHULT und HEIDER. — Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere : Arachnoiden, p. 569 à 621, Iéna, 1890-93.
- LÉCAILLON. — Infécondité de certains œufs contenus dans les cocons ovigères des Araignées. *C. R. Soc. Biol.*, t. LXXIV, p. 285, 1913.
- LEYDIG. — Beiträge zur Kenntniss des Thiereiers im unfruchteten Zustande. *Spengel's Zool. Jahrbücher Abt. f. Anat. und Ontog.*, Bd III, p. 302, 1889.
- LOCY. — Observations on the development of *Agelena nævia*. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard.*, vol. XII, p. 65, 1885-86.
- LUDWIG. — Ueber die Bildung des Blastoderms bei den Spinnen. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd XXVI.
- Ueber die Eibildung im Thierreich, 1874.
- MONTGOMERY T. -H. — On parthenogenesis in Spiders. *Biol. Bull.*, vol. XIII, 1907.
- The development of Theridium. *Jour. of. Morph.*, vol. XX, 1909.
- MORIN. — Zur Entwicklungsgeschichte der Spinnen. *Biol. Centralblatt*, Bd VI, 1887.
- NEWPORT. — Recherches sur l'évolution des Araignées (cité par SCHIMKEWITSCH).
- PURCELL. — Notes on the development of the lungs, entapophyses, tracheæ and genital ducts in Spiders. *Zool. Anz.* XVIII Jahrg., 1895.
- SCHIMKEWITSCH. — Matériaux pour la connaissance du déve-

- loppement des Araignées. *Mém. Ac. Sc. St-Petersb.*, Suppl. du tome LII, 1886.
- Etudes sur le développement des Araignées. *Arch. de Biol.* tome VI, 1887.
- Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Tetrapneumonen. *Bull. Ac. Sc. St-Petersb.*, série VI, p. 636 à 790, 1911.
- STRAND. — Studien über Bau und Entwicklung der Spinnen. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd LXXX, pp. 516 à 543, 1906.
- WITTICH von (G.-H.). — Die Entstehung des Arachniden-Eis im Eierstock. *Müller's Archiv.* Bd III, p. 112, 1848-49.

Articles ne concernant pas les Araignées
mais cités dans le texte

- AUDIGÉ. — Contribution à l'étude du rein des Poissons Téléostéens. *Thèse de la Fac. des Sciences de Paris*, 1910. — Voir aussi : *Arch. de Zool. Expér. et Gén.*, 1910.
- BERGH. — Beiträge zur vergleichenden Histologie. III : über die Gefässwandung bei Arthropoden. *Anat. Hefte*, Bd XIX, p. 351 à 386, 1 pl., 1902.
- BETANCÈS. — Les cellules du sang de l'*Astacus fluviatilis*. *Arch. d'Anat. microsc.*, tome XVIII, 1923.
- Les cellules du sang de quelques Lamellibranches. *Idem*.
- BONNET. — Recherches sur l'Anatomie comparée et le développement des Ixodidés. *Ann. Univ. Lyon*, fasc. XX, 1906.
- CAULLERY et MESNIL. — Les formes épiteques et l'évolution des Cirratulien. *Ann. Univ. Lyon*, fasc. XXXIX, 1898.
- COUVREUR. — Sur la transformation de la graisse en glycogène chez le Ver à soie pendant la métamorphose. *C. R. Soc. Biol.*, 1895.
- CUÉNOT. — Etudes physiologiques sur les Oligochètes. *Arch. de Biol.*, t. XV, p. 91, 1897.
- L'excrétion chez les Mollusques. *Arch. de Biol.*, 1899.
- DUVAL M. — Recherches physicochimiques et physiologiques sur le milieu intérieur des animaux aquatiques. *Thèse Fac. Sciences Paris*, 1925.
- FAGE. — Recherches sur les organes segmentaires des Annélides Polychètes. *Ann. d. Sc. Nat. Zool.*, 1906.
- FAURÉ-FRÉMIET (E.). — Le cycle germinatif chez l'*Ascaris megalocephala*. *Arch. Anat. microsc.*, tome XV, 1913.
- GEHUCHTEN VAN. — Recherches histologiques sur l'appareil digestif de la larve de *Ptychoptera contaminata*. *La Cellule*, tome VI, 1890.

- GILSON. — La soie et les appareils séricigènes. I. Lépidoptères. *La Cellule*, tome VI, 1890; — II. Lépidoptères et Trichoptères. *La Cellule*, tome X, 1894.
- HASSAN FOUAD DIWANY. — Etude histologique de l'embryotrophe hématique des Mammifères et du tube digestif de quelques Invertébrés hématophages. *Thèse de la Fac. des Sciences Paris*, 1919.
- HELM. — Ueber die Spinndrüsen der Lepidopteren. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd XXVI, 1876.
- HOLLANDE. — Différenciation chromatique des éléments de la cellule par quatre colorants électifs. *Arch. de Zool. expér. et génér.*, tome X. Notes et Revue, 1912.
- La cellule péricardiale des Insectes. *Arch. Anat. micros.*, tome XVIII, pp. 87 à 305, 4 pl., 1923.
- JOYET-LAVERGNE. — Recherches sur le cytoplasme des Sporozoaires. *Thèse de la Fac. des Sciences de Paris*, 1925. — Voir aussi : *Arch. Anat. Micros.*, tome XXII, janvier 1926.
- LÉGER et DUBOSQ. — Sur les tubes de Malpighi des Grillons. *C. R. Soc. Biol.*, XI^e série, tome I, p. 527, 1899.
- MARCHAL P. — L'acide urique et la fonction rénale chez les Invertébrés. *Mem. Soc. Zool.*, tome III, p. 31, 1890.
- PEREZ CH. — Recherches histologiques sur la métamorphose des Muscides (*Calliphora erythrocephala* Mg.). *Arch. Zool. expér. et gén.*, 5^e série, tome IV, p. 1 à 274, pl. 1 à 16, 1910.
- Observations sur l'histolyse et l'histogénèse dans la métamorphose des Vespides. (*Polistes gallica* L.) *Mém. Acad. Roy. Belgique*, 2^e série, tome III, 1911.
- Sur les inclusions des cellules grasses des Insectes pendant la métamorphose. *Arch. Zool. expér. et gén.*, tome LIX, notes et revue, p. 5 à 11, 1920.
- POLICARD et LACASSAGNE. — Recherches histophysiologiques sur le rein des Oiseaux. *C. R. de l'Assoc. des Anat.*, 1910.
- POLICARD et PAILLOT. — Etude de la sécrétion de la soie à l'aide des rayons ultra-violet filtrés (lumière de Wood). *C. R. Acad. Sc. Paris*, sept. 1925.
- PRENANT M. — Recherches sur les rhabdites des Turbellariés. *Arch. Zool. expér. et gén.*, tome LVIII, 1919.
- Recherches sur le parenchyme des Plathelminthes. *Arch. Morph. gén. et expér.*, fasc. V, 1922.
- Etudes histologiques sur les peroxydases animales. *Arch. Morph. gén. et expér.*, fasc. XXI, 1924.
- ROMIEU M. — Recherches histophysiologiques sur le sang et sur le corps cardiaque des Annélides polychètes. *Arch. Morph. gén. et expér.*, fasc. XVII, 1923.
- SIRODOT. — Recherches sur les sécrétions chez les Insectes. *Ann. d. Sc. Nat. Zool.*, 4^e série, tome 10, p. 251, 1858.

- TURCHINI. J. — Contribution à l'étude de l'histologie comparée de la cellule rénale. L'excrétion urinaire chez les Mollusques. *Arch. Morph. gén. et expér.*, fasc. XVIII, 1923.
- VANEY et CONTE. — Recherches sur le développement de l'œuf univoltin du Ver à soie. *Rapp. du Lab. d'études de la soie*, vol. XIV, Lyon.
- VANEY et MAIGNON. — Contribution à l'étude physiologique des métamorphoses du Ver à soie. *Id.*, vol. XII.
- VERNE J. — Note histochimique sur le métabolisme du glycogène pendant la mue chez les Crustacés. *C. R. Soc. Biol.*, 76^e année, p. 186, 1924.
-

PLANCHE I

Coupe sagittale médiane d'un abdomen de *Tetragnatha extensa*.
L., femelle presque adulte.

- a : cœur.
 - b : lumière principale de l'intestin diverticulaire.
 - c : intestin post diverticulaire.
 - d : cloaque.
 - e : canal anal.
 - f : filière inférieure.
 - g : glande séricigène.
 - h : ovaire.
 - i : grand diverticule intestinal inférieur.
 - j : orifice génital.
 - k : muscle.
 - l : pédicule.
 - m : orifice trachéal.
 - n : lacune sanguine sous-tégumentaire dorsale.
 - o : lumière d'un diverticule intestinal secondaire.
 - p : travée interstitielle.
-



PLANCHE II

FIG. 1. — Cellule à ferments se reconstituant après s'être vidée dans la lumière du diverticule : le protoplasme réduit ne contient que quelques vacuoles ; de grosses enclaves fuchsinophiles se forment dans le noyau d'où elles sortiront pour constituer les boules à ferments du cytoplasme.

Epeira diademata femelle adulte — liquide de Regaud sans postchromisation — Hémalun, fuchsine acide, jaune de Mars.

FIG. 2. — Cellule à ferments en pleine élaboration : un certain nombre de boules sont passées dans le cytoplasme, d'autres continuent à se former dans le noyau.

Epeira diademata femelle adulte — même technique que figure 1.

FIG. 3. — Cellule à ferments, élaboration achevée. Cytoplasme bourré d'enclaves ; celles-ci, formées depuis un certain temps, ont perdu la fuchsinophilie élective qui distingue la boule fraîche. Le noyau est au repos.

Aelurops insignita femelle — trois semaines de jeûne. — Même technique que figure 1.

FIG. 4. — Cellule à ferments située entre deux cellules absorbantes et évacuant son contenu en une fois sous forme d'une coulée homogène. Celle-ci se mêle dans la lumière au liquide alimentaire granuleux et basophile qui baigne les cellules.

Coelotes atropos femelle adulte — liquide de Duboscq-Brazil ; hémalun, éosine.

FIG. 5. — Différents stades de mûrissement d'une boule à ferments distingués par la coloration fuchsine acide, jaune de Mars, soigneusement différenciée :

 boule supérieure très jeune, très récemment émise par le noyau ;

 boule inférieure sur le point de se désagréger et d'être évacuée hors de la cellule.

Epeira diademata femelle adulte. — Liquide de Duboscq-Brazil.

FIG. 6. — Cellule à ferments ; type d'évacuation dans lequel les boules sont émises isolément et successivement. Boules inégalement mûres dans le cytoplasme. Noyau en pleine activité.

Epeira diademata femelle adulte. — Liquide de Duboscq-Brazil ; hémalun, fuchsine acide, jaune de Mars.

FIG. 7. — Cellule à ferments. Araignée à jeun depuis quatre mois ; état de rétention prolongée des boules, qui sont à demi fusionnées et ont pris un aspect vitreux ; noyau au repos complet.

Thomisus onustus femelle, non adulte. — Liquide de Duboscq-Brazil ; hémalun, erythrosine.

FIG. 8. — Cellule absorbante au repos.

Coelotes atropos femelle. — Liquide de Duboscq-Brazil ; hémalun, fuchsine acide, jaune Métanil, vert lumière.

FIG. 9. — Cellule absorbante, fonctionnement actif ; le pôle apical baigne dans le liquide alimentaire granuleux ; boules d'absorption, dont une diminution du volume et une modification de la colorabilité indiquent la transformation ; celle-ci est d'autant plus avancée que la boule est plus profondément située.

Epeira scioptetaria femelle non adulte, quelques heures après un repas. — Liquide de Duboscq-Brazil ; hémalun, fuchsine acide, jaune Métanil, vert lumière.

FIG. 10. — Cellule absorbante en pleine digestion. Les grosses boules alimentaires visibles figure 9 se sont fragmentées en boules plus petites dont l'aspect piqué traduit la profonde transformation ; près du noyau, enclaves brunâtres de caractère nettement excrémenticiel.

Amaurobius similis mâle non adulte, deux à trois jours après un repas — même technique que figure 9.

FIG. 11. — Cellule absorbante un peu avant la fin de la digestion ; nombreuses boules excrémentielles brun rouge ; boules plus grosses et plus claires, dans un état de transformation moins avancé.

Epeira cornuta femelle adulte, quatre à cinq jours après un repas. — Liquide de Regaud sans postchromisation ; hémalun, fuchsine acide, jaune de Mars.

FIG. 12. — Deux cellules absorbantes complètement bourrées de produits de déchet. L'une contient des sphérules brunâtres, l'autre des cristaux variés.

Chiracanthium punctorium femelle ayant pondu, à jeun depuis trois semaines. — Liquide de Duboscq-Brazil ; hémalun, fuchsine acide, jaune méthanil, vert lumière.

FIG. 13. — Mise en évidence du fer dans une cellule à ferments en pleine élaboration ; fer localisé au pourtour de l'enclave nucléaire.

Epeira cornuta femelle adulte. — Liquide de Bouin ; réaction du Bleu de Prusse, carmin aluné.

FIG. 14. — Mise en évidence du fer dans une cellule à ferments n'ayant pas évacué ses produits depuis plusieurs mois ; absence de fer dans le noyau ; nombreuses granulations bleues semées entre les boules du cytoplasme.

Thomisus onustus à la période ultime du jeûne. — Liquide de Duboscq-Brazil ; réaction du Bleu de Prusse, carmin aluné.

FIG. 15. — Mise en évidence du fer dans une cellule absorbante en pleine digestion ; fer localisé à de petites enclaves sphériques disséminées dans le cytoplasme.

Tegenaria domestica femelle non adulte. — Alcool méthylique ; méthode du Bleu de Prusse, carmin aluné.



Du Puigaudéau, del.

Histophysiologie des Aranéides.

PLANCHE III

FIG. 16. — Coupe de l'intestin postdiverticulaire et des deux tubes de Malpighi terminaux ; ceux-ci sont à l'état de repos.

Autour des tubes, syncytium interstitiel.

Salicis scenicus femelle presque adulte. — Liquide de Regaud sans postchromisation ; hématoxyline au fer, jaune Métanil, vert lumière.

FIG. 17 — Coupe longitudinale d'un tube de Malpighi ; formation de grosses enclaves dans l'intérieur du noyau ; bordure ciliée. En dehors du tube, noyaux du tissu interstitiel.

Epeira diademata femelle adulte. — Liquide de Regaud sans postchromisation ; carmin, vert lumière.

FIG. 18. — Coupe transversale d'un très petit tube de Malpighi ; l'un des noyaux émet son enclave dans la lumière ; absence de cils.

Epeira diademata femelle adulte. — Liquide de Regaud sans postchromisation ; bleu polychrome de Unna, tannin orange.

FIG. 19. — Petit tube de Malpighi. Sécrétion basophile.

Aeluropis insignita. — Liquide de Duboscq-Brazil ; hémalum, fuchsine acide, jaune de Mars.

FIG. 20. — Tube de Malpighi de fort calibre. Enclaves fuchsinophiles d'origine nucléaire contenues dans le protoplasme. Cristaux de guanine dans la lumière.

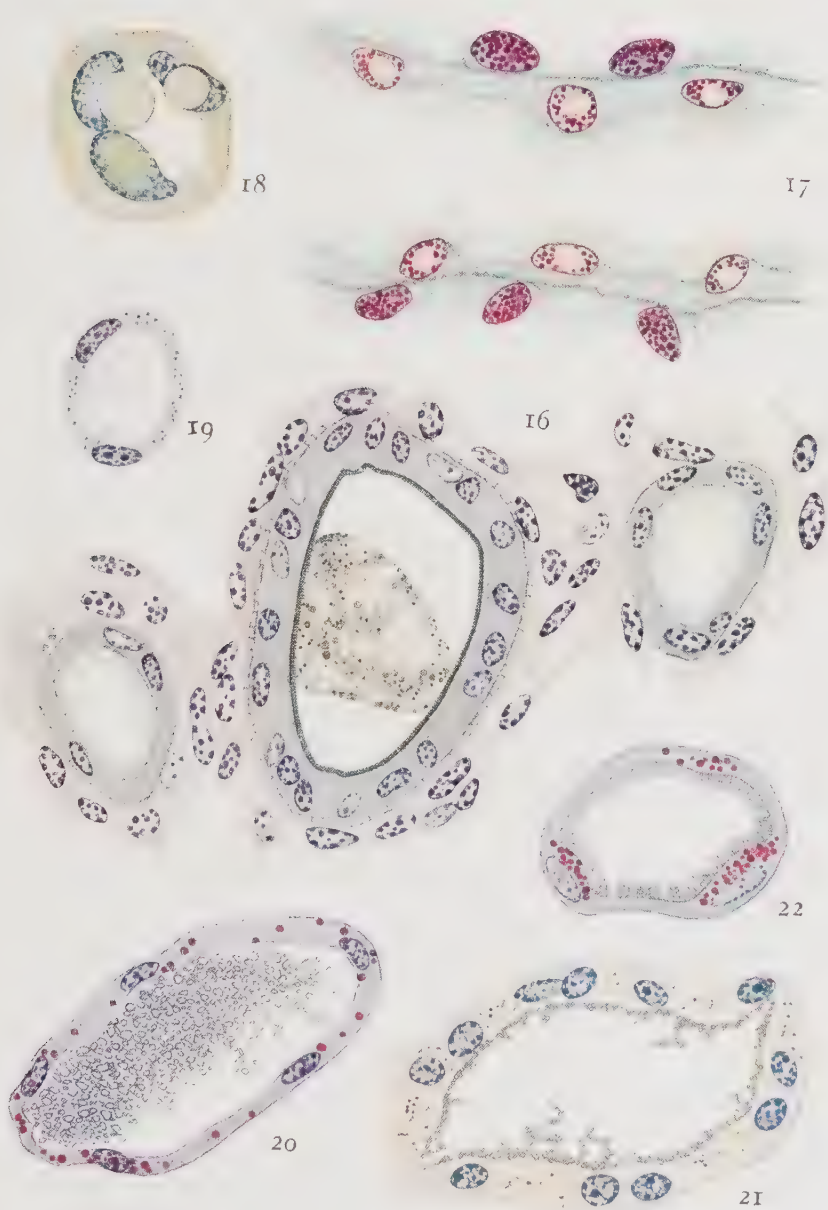
Micrommata virescens. — Liquide de Duboscq-Brazil ; hémalum, fuchsine acide, jaune de Mars.

FIG. 21. — Tube de Malpighi ; région voisine de l'abouchement dans le cloaque. Petits corpuscules basophiles d'origine nucléaire contenus dans le protoplasme ; cristaux de guanine dans la lumière.

Tegenaria domestica femelle presque adulte. — Liquide de Regaud sans postchromisation ; bleu polychrome de Unna, tannin orange.

FIG. 22. — Tube de Malpighi de moyen calibre ; amas de boules fuchsinophiles situées entre le noyau et la lumière.

Holocnemus Pluchei, mâle presque adulte. — Liquide de Duboscq-Brazil ; hémalum, fuchsine acide, jaune de Mars.



Du Puigaudau, del.

Histophysiologie des Aranéides.

PLANCHE IV

FIG. 23. — Nephrocyte.

Amaurotius similis mâle subissant sa dernière mue. — Liquide de Duboscq-Brazil ; triple coloration de Prenant.

FIG. 24. — Coupe transversale des téguments et de la zone sous-tégumentaire de l'abdomen.

De bas en haut :

- a) base des cellules absorbantes diverticulaires ;
- b) couche des cellules à guanine ;
- c) lacune sanguine périphérique, vide.
- d) couche des éléments hypodermiques dont la plupart contiennent des grains de mélanine ;

e) revêtement chitineux formé de trois zones différemment colorables.

Epeira scopletaria femelle loin de toute mue, non adulte. — Liquide de Duboscq-Brazil ; hémalum, fuchsine acide, jaune Métanil, vert lumière.

FIG. 25. — Paroi cloacale. Enclaves à pourtour sidérophile ; bordure de cils très courts.

Epeira scopletaria mâle non adulte. — Liquide de Duboscq-Brazil ; hématoxyline, éosine.

FIG. 26. — Paroi cloacale ; deux sortes d'enclaves, les plus grosses, fuchsinophiles, proviennent des noyaux ; les autres sont petites, brunâtres. Longs cils ; cristaux de guanine dans la lumière.

Epeira diademata femelle adulte. — Liquide de Regaud sans postchromisation ; hémalum, fuchsine acide, jaune de Mars.

FIG. 27. — Spores de la moisissure habitant dans l'intestin diverticulaire des Tégénaires.

Tegenaria domestica femelle adulte. — Hémalum ; Soudan III.

FIG. 28. — Élément vacuolaire du sang ; stade à grande vacuole. Enclaves graisseuses dans le protoplasme.

Tegenaria domestica. — Hémalum ; Soudan III.

FIG. 29, 30 et 31. — Trois stades différents de la cellule intestinale absorbante, inégalement riches en graisse :

29 : l'absorption est terminée ; enclaves soudanophiles abondantes disséminées parmi des boules alimentaires récemment formées ;

30 : stade un peu plus avancé ; la cellule contient de très petites sphères graisseuses massées à la base de l'élément. Quelques cristaux de déchet dans le protoplasme ;

31 : stade ultérieur ; absence de graisse ; toutes les enclaves présentes ont un aspect excrémentitiel.

Tegenaria domestica femelle adulte. — Soudan III.

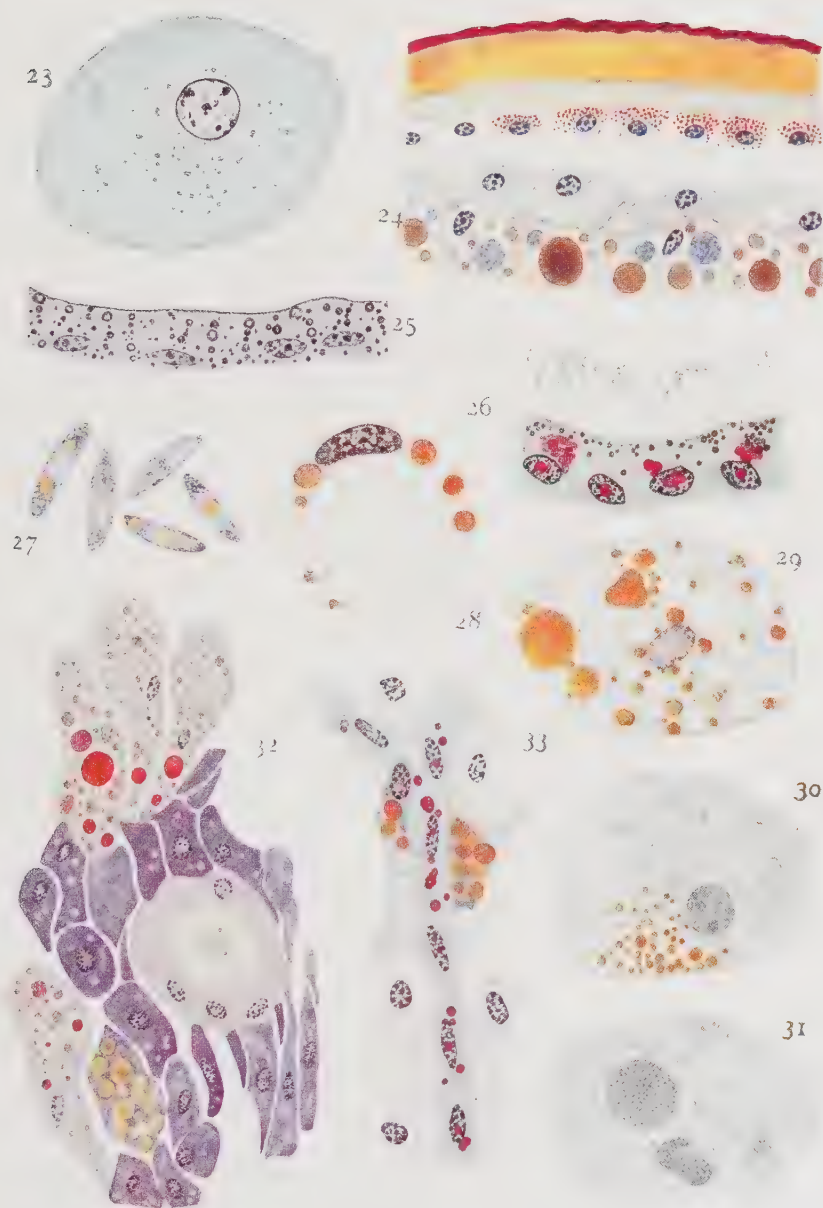
FIG. 32. — Tissu interstitiel appartenant à un animal moyennement nourri.

État cellulaire ; protoplasme très basophile ; les vacuoles représentent des enclaves graisseuses dissoutes ; au centre du tissu, un tube de Malpighi au repos ; à gauche, cellules absorbantes en pleine activité et une cellule à ferments.

Tetragnatha extensa femelle presque adulte. — Liquide de Duboscq-Brazil ; hémalum, fuchsine acide, jaune de Mars.

FIG. 33. — Tissu interstitiel d'une Araignée à jeun. État syncytial à minces travées ; enclaves réfringentes fuchsinophiles élaborées par le noyau, ayant résisté au traitement par la soude.

Aelurops insignita mâle. — Liquide de Duboscq-Brazil ; soude décinormale pendant 15 minutes à température ordinaire ; lavage à l'eau ; hémalum, fuchsine acide, jaune de Mars.



Du Puigaudau, del.

Histophysiologie des Aranéides.

PLANCHE V

FIG. 34, 35. — Petit leucocyte hyalin contenant des enclaves lipidiques. *Amaurobius similis* femelle. — Vapeurs d'acide osmique ; hémalun, Soudan III.

FIG. 36. — Leucocyte hyalin contenant une vacuole de taille moyenne et une inclusion cristalloïde oxyphile.

Tegenaria domestica. — Vapeurs d'acide osmique ; May-Grünwald, Giemsa.

FIG. 37. — Moyen leucocyte hyalin contenant une douzaine d'enclaves oxyphiles : cellule de Cuénot en voie de différenciation.

Tegenaria domestica. — Même technique que figure 36.

FIG. 38. — Cellule de Cuénot complètement différenciée.

Tegenaria domestica femelle. — Vapeurs d'acide osmique ; hémalun, éosine-orange.

FIG. 39, 40, 41. — Leucocytes granuleux :

39 : noyau bilobé, granulations éosinophiles ;

40 : granulations réduisant partiellement l'acide osmique ;

41 : granulations réduisant complètement l'acide osmique. Pseudopodes visibles.

Amaurobius similis. — Vapeurs d'acide osmique ; hémalun, éosine-orange.

FIG. 42, 43. — Cellules séricigènes (glandes arborescente ou agrégée).

42 : stade d'élaboration des enclaves ; protoplasme très basophile occupant le tiers basal de l'élément. Boules très chromophiles ;

43 : stade qui précède immédiatement l'évacuation. Protoplasme réduit à une calotte périnucléaire ; boules moins précises, un peu gonflées et coalescentes, mais colorables.

Tetragnatha extensa femelle. — Liquide de Regaud sans postchromisation ; hématoxyline au fer, rouge Ponceau, bleu Poirier. (Masson.)

FIG. 44. — Cellules séricigènes (glande ampullacée) : éléments en pleine sécrétion ; les boules sortent isolément de la cellule et vont se fondre dans la masse de sécrétion centrale.

Tetragnatha extensa femelle. — Liquide de Duboscq-Brazil ; hémalun, fuchsine acide, jaune de Mars.

FIG. 45, 46. — Cellules séricigènes (glande spéciale des Pholcides) :

45 : stade d'élaboration ;

46 : stade d'accumulation.

Pholcus phalangioides — Liquides de Regaud sans postchromisation ; hématoxyline au fer ; éosine, vert lumière. (Prenant.)

FIG. 47. — Glande tubulaire ; coupe transversale passant par la limite entre le corps glandulaire et la pièce terminale. Présence dans des éléments de transition des deux types d'enclaves propres à chaque région ; les unes, vertes, appartiennent au corps ; les autres, violettes, à la pièce terminale.

Coelotes atropos femelle. — Liquide de Duboscq-Brazil ; hémalun, fuchsine acide, jaune Métnil, vert lumière.

FIG. 48. — Glande aciniforme. Coupe pratiquée obliquement au niveau de la limite entre le corps glandulaire et la pièce terminale, afin de permettre une comparaison entre les deux segments.

Epeira scopletaria. — Liquide de Duboscq-Brazil ; hémalun, fuchsine acide, jaune de Mars, vert lumière.



Du Puigadeau, del.

Histophysologie des Aranéides.

SOMMAIRE

INTRODUCTION	1
MATÉRIEL ET TECHNIQUE.....	6
DIGESTION	16
Anatomie générale de l'appareil digestif.....	16
Intestin diverticulaire.....	21
Cytologie	22
Histo-physiologie	40
Intestin post-diverticulaire.....	56
EXCRÉTION	63
Tubes de Malpighi.....	64
Cytologie	67
Histo-physiologie	74
Cloaque	79
Cellules à guanine.....	87
Pigments	99
Néphrocytes	104
TISSU INTERSTITIEL.....	109
Cytologie	111
Histo-physiologie	122
SANG	129
Plasma	130
Globules	134
Types de leucocytes.....	139
Formule sanguine et ses variations.....	149
Histo-physiologie des leucocytes.....	161
Hématopoïèse	168
PROCESSUS CYTOLOGIQUES EN RAPPORT AVEC LA FORMATION DE LA SOIE.....	173
Structure des glandes.....	174
Processus sécréteurs.....	179
Histochimie	184
QUELQUES POINTS DE PHYSIOLOGIE GÉNÉRALE.....	190
Cycle des corps gras.....	190
Cycle du fer.....	194
Les grandes étapes de la vie de l'Araignée.....	198
RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.....	207
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.....	216

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

BOTANIQUE : STRUCTURE DES BACTÉRIES

GÉOLOGIE : LES DIPNEUSTES

Vu et approuvé :

Paris, le 21 Novembre 1925

Le Doyen de la Faculté des Sciences.

M. MOLLIARD.

Vu et permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

P. LAPIE.

